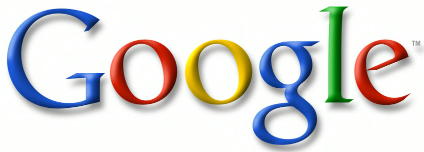
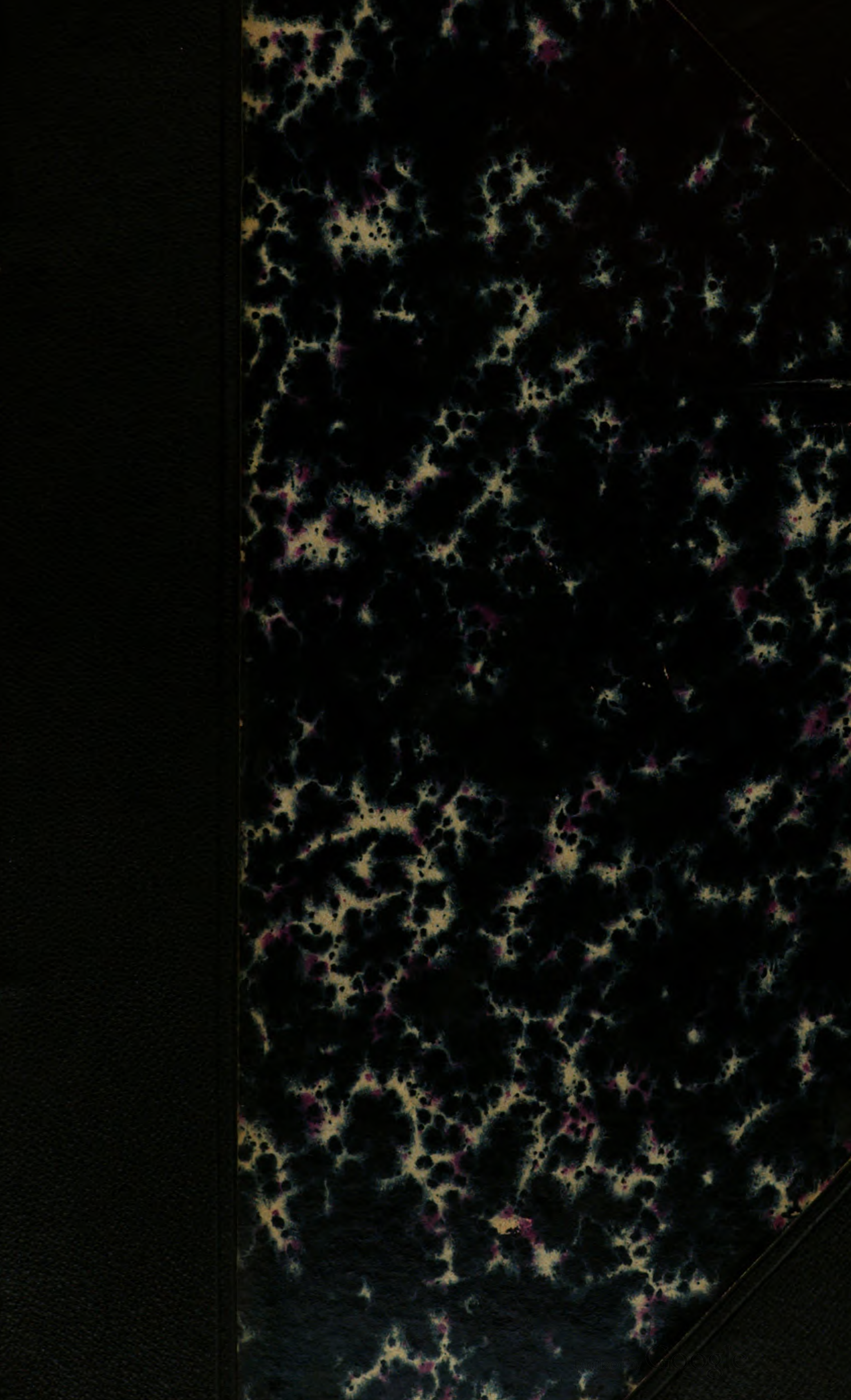





3 2044 106 411 127


VE
RI
TAS





RE

LES

ES

S NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VI

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN
—
1907

83e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. VI. Nos 1 et 2.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VI. — Nos 1 et 2.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1907

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en novembre 1907.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à V de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies,	30 vol.	(*Rare*)
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE
DU
TÉGUMENT SÉMINAL
CHEZ LES
SOLANACÉES

Par M. R. SOUÈGES

INTRODUCTION

Dans ses « *Éléments de Botanique* », publiés en 1867, DUCHARTRE (1) écrivait : « Les modifications diverses que peuvent subir les enveloppes ovulaires pendant le passage de l'état d'ovule à celui de graine sont un sujet d'études digne de toute l'attention des botanistes et qui cependant n'a pas encore été suffisamment approfondi ».

Cette remarque indiquait aux chercheurs la clef de la méthode propre à les amener à la connaissance entière et exacte des téguments séminaux. C'est, en effet, pour avoir négligé de faire l'histoire du développement de ces organes, que beaucoup ont été impuissants à expliquer un grand nombre de détails de leur structure.

On peut dire que l'étude des enveloppes des graines a passé par trois étapes avant de trouver sa vraie voie. La première est caractérisée par un examen simplement macroscopique. Dans la graine, on distingue l'amande et l'épisperme ou spermoderme ; celui-ci est composé à son tour de deux enveloppes superposées, l'une extérieure dure et solide à laquelle GAERTNER (2) a donné, le nom de « *testa* », MIRBEL (3) celui de « *lorique* » ; l'autre,

(1) DUCHARTRE. Éléments de botanique. Paris, 1867, p. 621.

(2) GAERTNER (Jos.), De fructibus et seminibus plantarum. Stutgardiæ, 1788, I, p. LVIII.

(3) MIRBEL, Dictionnaire des Sciences naturelles. Levrault, Strasbourg, 1823, t. XXVII, p. 217.

intérieure, plus mince, membraneuse, appelée « *tunica interior* » par GAERTNER, « *tegmen* » par MIRBEL, « *endoplèvre* » par DE CANDOLLE (1). Les noms de *testa* et de *tegmen* ont été longtemps employés et se rencontrent encore dans certains ouvrages; ils y rendent de précieux services dans les descriptions; mais comme l'a montré M. LE MONNIER (2), il ne faut pas oublier qu'ils n'ont rien de commun avec les téguments externe et interne de l'ovule.

L'étude histologique caractérise la deuxième étape. Les descriptions des assises tégumentaires sont généralement faites avec soin, mais on tombe dans la plus grande confusion, quand il s'agit de rapporter l'origine de telle ou telle assise à tel ou tel tissu ovulaire.

C'est pour éviter de semblables erreurs que les savants ont aujourd'hui changé de méthode. Ils commencent l'étude des éléments constitutifs de la graine par celle des tissus de l'ovule, suivent ces derniers pendant tout le développement, assistent à leurs modifications, notent ceux qui disparaissent et pénètrent la structure de ceux qui persistent. L'étude des téguments séminaux a ainsi trouvé sa voie rationnelle et a pu rentrer dans sa phase définitive. C'est par cette méthode que M. GUIGNARD (3) a pu établir la persistance d'une ou de plusieurs assises d'albumen dans beaucoup de graines dites exalbuminées, et que M. GUÉRIN (4) a pu débrouiller la structure complexe du caryopse des Graminées et celle d'un grand nombre de téguments.

On est arrivé ainsi à prendre conscience de la valeur des phénomènes séminogénétiques dont les téguments sont le siège, et, par ce fait, à reconnaître le bien fondé des prévisions de DUCHARTRE.

(1) DE CANDOLLE (A.-P.), Organographie végétale. Paris, 1827, t. II, p. 74-75.

(2) LE MONNIER, Recherches sur la nervation de la graine. (*Ann. Sc. nat.*, 1872, 5e série, t. XVI.)

(3) GUIGNARD (L.), Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal (*Journ. de Bot.*, Paris, 1893, p. 306).

(4) GUÉRIN (P.), Recherches sur le développement du tégument séminal et du péricarpe des Graminées (*Ann. Sc. nat.*, 1899, 8e série, t. IX, p. 1-60. — Développement de la graine et en particulier du tégument séminal de quelques Sapindacées (*Journ. de Bot.*, Paris, 1901, t. XV). — Recherches sur le développement et la structure anatomique du tégument séminal des Gentianacées (*Journ. de Bot.*, Paris, 1904).

D'une façon générale, ces phénomènes regardent la physio logie et l'anatomie végétales à bien des titres.

Au début, les téguments sont exclusivement protecteurs; ils ne renferment aucune substance de réserve; c'est le moment où le sac embryonnaire se développe, empruntant au nucelle ce dont il a besoin. Dans la suite, ils grossissent, emmagasinent dans leurs tissus des réserves nutritives que des diastases multiples viennent digérer, pour les faire servir à la formation de l'albumen et de l'embryon.

L'ensemble de ces faits met nettement en évidence le rôle nutritif des téguments. Quand l'embryon est développé, ils redeviennent protecteurs, en épaississant tout ou partie des assises cellulaires qu'ils ont conservées. Dans la plupart des cas, ils se différencient, en outre, en organes de dissémination; à cet effet, ils prennent divers ornements, poils, verrues, crêtes, ailes, sillons, etc.

Au point de vue anatomique, les cellules des enveloppes ovulaires sont sujettes aux mêmes modifications que la cellule végétale en général. Leurs formes et leurs dimensions varient; leurs membranes peuvent s'épaissir, se lignifier, se subérifier, se gélifier, s'incruster de substances minérales; dans leur intérieur, on peut voir apparaître des matières nutritives diverses, amidon, huile, et des produits de rebut, tels que l'oxalate de chaux, des pigments, etc.

Les recherches effectuées jusqu'à ce jour, soit chez les plantes dont l'ovule est bitégumenté, soit chez celles où le tégument est unique, ont fourni un aperçu des analogies et des différences qui peuvent se rencontrer, d'une famille à l'autre, dans la structure de l'enveloppe de la graine adulte. Toutefois, les observations n'ont porté le plus souvent, dans chacun des groupes étudiés, que sur un petit nombre d'exemples. Elles ne nous renseignent pas suffisamment sur l'étendue des variations que l'on peut rencontrer dans les limites d'une même famille, ni sur la question de savoir jusqu'à quel point cette structure est susceptible de fournir des caractères pour la classification.

D'autre part, peu nombreuses encore sont les espèces où l'on a suivi pas à pas les modifications présentées par les enve-

loppes ovulaires, à partir de la fécondation jusqu'à la différenciation complète du tégument séminal. Il y avait donc lieu de reprendre la question à ce point de vue.

Or, le tégument des Solanacées se prête admirablement à l'étude de ces modifications, parce que, d'abord, il est unique et constitue par là un tissu homogène au sein duquel il est facile de suivre la succession des phénomènes; parce que, de plus, il est gros et épais et présente à ces mêmes phénomènes un champ d'évolution plus vaste, où ils apparaissent plus étendus, plus nombreux et moins fugaces. Si l'on se rapporte, en outre, à l'opinion de M. VAN TIEGHEM (1) qui dit que « les *Transpariétées unitegminées* peuvent être groupées autour du genre Morelle (*Solanum*) où l'organisation florale offre son état moyen », on comprendra tout l'intérêt qu'il y avait à choisir la famille des Solanacées, pour faire l'histoire du tégument séminal d'après les idées directrices que nous venons d'exposer.

Nous sommes très heureux que M. le professeur GUIGNARD nous ait inspiré ce sujet d'études. Pour le mener à bien, il nous a offert la bienveillante hospitalité de son laboratoire; nous en avons profité dans la plus large mesure pendant quatre années, et dès les premiers jours qui ont marqué la fin de notre scolarité; c'est dire combien nous lui devons de reconnaissance.

M. GUÉRIN, professeur agrégé, fut aussi pour nous un guide éclairé. Nous tenons à le remercier de ses conseils et de ses encouragements.

Notre gratitude est également acquise à tous ceux qui nous ont facilité notre tâche : soit dans la récolte des échantillons, MM. POIRAULT directeur de la villa Thuret; COSTANTIN, professeur de culture au Muséum; GALLARDO, professeur à l'Université de Buenos-Aires; COL, professeur à l'École de Pharmacie de Nantes; DEMILLY, jardinier-chef de l'École de Paris; soit dans nos recherches bibliographiques ou nos dessins, MM. BONARD et VOGT préparateurs et mes amis SCHMITT et CHAPELLIER.

(1) VAN TIEGHEM (Ph.), L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification (*Ann. Sc. nat.*, 1901, 8e série, t. XIV, p. 342).

La méthode que nous avons suivie est celle des inclusions à la paraffine, pour l'examen des ovules et des jeunes graines. Les graines adultes ont été coupées directement, soit transversalement, soit tangentiellement. Le brun Bismarck en solution aqueuse à 0,5 p. 100, le vert d'iode et le carmin aluné combinés d'après les proportions indiquées par M. CORDONNIER (1), l'hématoxyline à l'alun de fer de HEIDENHAIM (2), sont les réactifs dont nous nous sommes servi de préférence.

Dès nos premières observations, il nous a été permis de noter certains faits, dont la succession régulière pendant le développement permettait d'établir quelques règles très fixes, susceptibles de généralisation. Ainsi, la situation, la forme, l'individualisation, le rôle de certaines assises tégumentaires, toujours les mêmes dans les grandes lignes, ont pu être mis en évidence tout d'abord et faire l'objet d'un chapitre préliminaire. Nous avons évité ainsi les longueurs et les redites.

Une fois un type général de développement et de structure établi pour toute la famille des Solanacées, il nous a été facile de décrire, par simple comparaison, les types particuliers présentés par les espèces.

Quelques-unes des graines des Solanacées, surtout celles qui appartiennent aux Salpiglossidées, sont irrégulières, leur tégument possède une structure uniforme sur toute la surface. Mais, généralement, la graine est *comprimée*, ellipsoïde ou discoïde, elle présente donc deux *faces*, dont la ligne de jonction constitue les *bords*. Le hile est toujours situé sur un des points du bord. Dans le cours de nos descriptions, nous aurons souvent l'occasion de faire appel à ces différents termes empruntés aux anciens botanistes ; quelquefois en effet les graines comprimées présentent de notables différences de structure selon que l'on considère le milieu des faces, les bords ou la région du hile.

(1) CORDONNIER (E.), Réactif combiné pour la double coloration en histologie végétale (*Bull. d. Sc. pharm.*, Paris, 1902, t. V, p. 379).

(2) La formule des réactifs et les détails de la technique ont été puisés dans l'ouvrage de BOLLES LEE et F. HENNEGUY : Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique. Paris, O. Doin, édit., 1896, p. 107.

ORDRE ALPHABÉTIQUE, AVEC LEUR PROVENANCE, DES ESPÈCES DONT NOUS AVONS ÉTUDIÉ LE TÉGUMENT SÉMINAL

Acnistus arborescens Schlecht.	Muséum.
Atropa acuminata Royle.	Id.
— *Belladona* L.	École pharm. Paris.
Browallia Czerwiaskowski Warse,	Muséum.
— *demissa* L.	Id.
— *viscosa* H. B. K.	Villa Thuret.
Brunfelsia americana L.	Muséum.
Capsicum annuum L.	École pharm. Paris.
— *bicolor* Jacq.	Muséum.
— *frutescens* L.	Id.
Cestrum elegans Schlecht.	Id.
— *Parqui* L'Hérit.	École pharm. Nantes.
— *roseum* H. B.	Muséum.
Cyphomandra betacea Sendtn.	École pharm. Paris.
Datura ferox L.	Id.
— *lævis* L.	Id.
— *Metel* L.	Muséum.
— *meteloides* D. C.	Id.
— *quercifolia* H. B. K.	Id.
— *Stramoninm* L.	École pharm. Paris.
— *Tatula* L.	Id.
Dictyocalyx quadrivalvis Hook	Villa Thuret.
Hyoscyamus albus L.	École pharm. Paris.
— *aureus* L.	Muséum.
— *niger* L.	École pharm. Paris.
Lycium barbarum L.	Id.
— *chilense* Bert.	Muséum.
— *europæum* L.	École pharm. Paris.
— *sinense* Hort.	Muséum.
— *Trewianum* Roem.	École pharm. Nantes.
Lycopersicum cerasiforme Dun.	Muséum.
— *esculentum* Mill.	École pharm. Paris.
— *racemigerum* Lange,	Muséum.
Nicandra physaloides Desf.	École pharm. Paris.
Nicotiana acuminata Hook.	Villa Thuret.
— *affinis* Hort.	Id.
— *chinensis* Fisch.	Id.
— *gigantea* Hort.	École pharm. Paris.
— *glauca* Grah.	Villa Thuret.
— *glutinosa* L.	Muséum.
— *Langsdorffii* Schrank.	Id.
— *longiflora* Cav.	Villa Thuret.
— *noctiflora* Hook.	Id.
— *paniculata* L.	Muséum.
— *petiolaris* Schlecht.	Villa Thuret.
— *plumbaginifolia* Viv.	Id.
— *rustica* L.	École pharm. Paris.
— *Sanderæ* (?).	Muséum.
— *sanguinea* Link.	Id.

Nicotiana solanifolia Walp.	Villa Thuret.
— *sylvestris* Speg.	Id.
— *Tabacum* L.	École pharm. Paris.
— *viscosa* Lehm.	Villa Thuret.
Nierembergia frutescens Dur.	Buenos-Aires.
Petunia nyctaginiflora Juss.	École pharm. Paris.
— *violacea* Lindl.	Muséum.
Physalis æquata Jacq.	Id.
— *Alkekengi* L.	Id.
— *angulata* L.	Id.
— *chenopodifolium* Lam.	Id.
— *Francheti* Mast.	Id.
— *lanceifolia* Nees.	Id.
— *minima* L.	Id.
— *nodosa* Lam.	Id.
— *peruviana* L.	Id.
— *philadelphica* Lam.	Id.
— *pubescens* L.	Villa Thuret.
Physochlaina orientalis G. Don.	Muséum.
Salpichroa rhomboidea Miers.	Id.
Salpiglossis sinuata R. et P.	École pharm. Paris.
— *straminea* Hook.	Muséum.
Saracha Jaltomata Schlecht.	Id.
— *viscosa* Link.	Villa Thuret.
— *stapelioides* Decne.	Muséum.
Schizanthus pinnatus R. et P.	École pharm. Paris.
Scopolia carniolica Jacq.	Id.
— *physaloides* Dun.	Muséum.
Solandra hirsuta Dun.	Id.
Solanum acanthodes Hook.	Villa Thuret.
— *aculeatissimum* Jacq.	Muséum.
— *aculeatum* Warsz.	Villa Thuret.
— *æthiopicum* L.	Id.
— *americanum* Mill.	Id.
— *atropurpureum* Schrank.	Id.
— *aureum* Humb.	Id.
— *aviculare* Forst.	Id.
— *Capsicastrum* Link.	Muséum.
— *carolinense* L.	Villa Thuret.
— *chlorocarpum* Schur.	Id.
— *ciliatum* Lam. (var. *macrocarpum*).	Buenos-Aires.
— *cornutum* Lam.	Villa Thuret.
— *Dens-elephantis* Hort.	Id.
— *Dulcamara* L.	École pharm. Paris.
— *esculentum* Dun.	Gard (départ.).
— *flavescens* Dun.	Villa Thuret.
— *flavum* Kit.	Muséum.
— *frutescens* A. Br.	Villa Thuret.
— *Gilo* Radd.	Muséum.
— *glaucum* Dun.	Id.
— *glutinosum* Dun.	Buenos-Aires.
— *gracile* Otto.	Muséum.
— *guineense* Lam.	Id.

Solanum Hendersoni Hort.	Villa Thuret.
— *heterodoxum* Dun.	Muséum.
— *hystrix* R. Br.	Villa Thuret.
— *indicum* L.	Id.
— *jasminoides* Paxt.	Muséum.
— *laciniatum* Ait.	Villa Thuret.
— *lanceolatum* Cav.	Muséum.
— *leucocarpum* Dun.	Id.
— *Lobelii* Ten.	Id.
— *macrocarpum* L.	Id.
— *memphiticum* J. F.	Villa Thuret.
— *miniatum* Bernh.	Muséum.
— *nemorense* Dun.	Buenos-Aires.
— *nigrum* L.	École pharm. Paris.
— *nodiflorum* Desv.	Buenos-Aires.
— *oleraceum* Dun.	Muséum.
— *opacum* A. Br.	Villa Thuret.
— *paniculatum* L.	Id.
— *Pierreanum* Pail. et Bois.	Id.
— *pocote* (?)	Buenos-Aires.
— *polyacanthos* Lam.	Villa Thuret.
— *pomiferum* Cav.	Muséum.
— *pseudo-Capsicum* L. D.	École pharm. Paris.
— *quercifolium* L.	Villa Thuret.
— *racemiflorum* Dun.	Id.
— *radicans* L.	Id.
— *repens* Dun.	Buenos-Aires.
— *Richardi* Dun.	Villa Thuret.
— *rostratum* Dun.	Muséum.
— *rubrum* L.	Id.
— *Seaforthianum* Andr.	Kew.
— *septemlobum* Bunge.	Muséum.
— *sisymbrifolium* Lam.	Id.
— *sodomæum* L.	École pharm. Alger.
— *sordidum* Sendt.	Buenos-Aires.
— *suffruticosum* Schousb.	Villa Thuret.
— *Tomatillo* Phil.	Id.
— *tuberosum* L.	École pharm. Paris.
— *verbascifolium* L.	Villa Thuret.
— *villosum* Moench.	Muséum.
— *viride* R. Br.	Villa Thuret.
— *Warszcewiczioides* Hort.	Id.
— *Zuccagnianum* Dun.	Id.
Withania somnifera Dun.	Muséum.

PREMIÈRE PARTIE

PRÉLIMINAIRES ET GÉNÉRALITÉS

CHAPITRE I

HISTORIQUE

Dans tous les travaux que nous avons consultés sur les téguments séminaux, nous avons trouvé des renseignements qui nous ont guidé et éclairé dans nos recherches. Nous n'avons pas, cependant, à faire l'historique complet de cette question : les écrits qui s'y rapportent sont actuellement trop nombreux, trop disséminés et d'une réunion trop difficile. Indépendamment, en effet, des publications qui ont pris pour unique sujet les téguments de la graine, il en existe une foule d'autres dans lesquelles l'étude de ces organes est, pour ainsi dire, dissimulée, constituant un corollaire d'un sujet plus étendu, la monographie d'une famille ou d'un genre par exemple. Nous ne mentionnerons donc ici que les travaux qui ont trait aux téguments des Solanacées et ceux qui s'y rapportent directement.

Les premiers en date sont ceux de Otto Berg en 1865 (1) et de Fluckiger en 1867 (2). On y trouve les descriptions anatomiques des téguments de quelques graines officinales, ceux en particulier du *Datura Stramonium* L., et de l'*Hyoscyamus niger* L. Ces descriptions ont été reprises et précisées plus tard par d'autres auteurs, principalement par Lohde.

Le travail de ce dernier (3), publié en 1874, embrasse l'étude du tégument séminal de 6 familles. Lohde s'attache surtout à décrire, chez les Solanacées, l'assise externe du tégument adulte ; les autres assises, dit-il, ont un développement très simple et

(1) Otto Berg, Anatom. Atlas zur pharmaz. Waarenkunde. Berlin, 1865.

(2) Fluckiger (F. A.), Lehrbuch der Pharmakognosie des Pflanzenreiches. Berlin, Gaertner, 1867.

(3) Lohde (G.), Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen (*Diss. inaug.*, Naumburg, 1874).

partout le même dans les genres de la famille. En réalité, il ne l'a pas suivi de très près, et il mentionne l'assise interne comme appartenant au nucelle. C'est d'une façon très serrée qu'il étudie les cellules de l'assise externe dans le genre *Datura*; la sagacité de ses observations est à ce sujet remarquable et nous aurons peu à ajouter à sa description. Pour ce qui est des autres genres, Lodhe est beaucoup plus parcimonieux de détails; et, même pour l'assise externe, leur étude nous permettra de préciser quelques faits, d'en ajouter d'autres et de relever quelques inexactitudes.

En 1874 également, J. Chatin (1) fit paraître son étude sur le développement de l'ovule et de la graine dans les Scrofulariacées, les Solanacées, les Borragacées et les Labiacées. L'auteur ne dit presque rien du développement et de la structure définitive des téguments. Son travail a cependant pour nous un grand intérêt; il démontre que le nucelle est tout entier résorbé par les progrès successifs du sac embryonnaire, de sorte que celui-ci « arrive à n'être plus recouvert que par le tégument ovulaire ». Beaucoup d'auteurs qui ont traité des téguments séminaux chez les Gamopétales, auraient dû, dès cette époque, tenir compte de cette vérité désormais acquise à la science.

La même année encore, Strandmark (2) publia un travail sur les téguments d'un grand nombre de graines appartenant aux Solanacées, Légumineuses, Malvacées, Cucurbitacées et Crucifères. Nous n'avons pu consulter qu'une analyse de ce travail. L'auteur conclut à la présence constante d'une assise protectrice dans les graines, à la présence fréquente de substances colorantes brunes dans les enveloppes séminales et enfin à l'identité de structure du tégument dans les différentes espèces du même genre, ce qui parfois même peut constituer un caractère général de la famille.

L'année suivante, J. Chalon (3) vint confirmer cette dernière partie des conclusions de Strandmark en étudiant la graine des Légumineuses.

(1) Chatin (Joh.), Études sur le développement de l'ovule et de la graine (*Ann. Sc. nat.*, 1874, 5e série, t. XIX).

(2) Strandmark (J. E.), Bidrag till kännedomen om fröskalets byggnad (*Diss. inaug.*, Lund, 1874).

(3) Chalon (J.), La graine des Légumineuses. Mons, 1875.

En 1880, GODFRIN (1) fit l'étude du tégument séminal d'une trentaine de familles. Nous n'y rencontrons pas les Solanacées ; malgré cela, nous citerons une des conclusions de ce travail, parce qu'elle établit définitivement que, si, dans certains cas, la structure du tégument est assez homogène dans les espèces d'une même famille, elle ne peut, la plupart du temps, être invoquée comme un caractère général.

En 1881, parut un travail de BACHMANN (2) sur l'histoire du développement et de la structure du tégument séminal des Scrofulariacées. En raison des affinités qui relient cette famille à celle des Solanacées, ce travail devait être examiné avec attention. Nous y avons rencontré des observations que les nôtres ont confirmées : par exemple, la participation de plusieurs couches à la formation du testa, la résorption plus ou moins complète des assises tégumentaires intermédiaires, l'origine des saillies de la surface externe des graines du *Schizanthus pinnatus* R. et P.

PIROTTA (3), en 1883-84, étudia le tégument des graines des Oléacées, autre famille gamopétale. On remarque quelques analogies avec le même organe chez les Solanacées ; mais l'auteur s'est surtout attaché à décrire le contenu cellulaire.

A la même époque, MARLOTH (4), dans un travail sur les moyens de protection mécanique de la graine, trouve l'occasion de présenter sous une forme nouvelle les résultats que LOHDE nous avait déjà fait connaître. La même observation s'applique aux descriptions anatomiques des téguments des Solanacées les plus courantes, que HARZ (5) nous présente, dans son ouvrage sur les graines employées en agriculture, publié en 1885.

(1) GODFRIN (J.), Étude histologique des téguments séminaux des Angiospermes. Nancy, 1880.

(2) BACHMANN (E. T.), Darstellung der Entwickelungsgeschichte und des Baues der Samenschalen der Scrofularineen (*Nova acta der K. Leopoldina-Carolina Deutschen Akademie der Naturforscher*. Halle, 1881, Bd XLIII).

(3) PIROTTA (R)., Sulla Struttura del seme nelle Oleaceæ (*Rendi conti del R. Ist. lomb. di sc. e lett.* Milano, 1883, 3e série, vol. XVI, fasc. XV. — *Annuario R. Ist. bot. di Roma*, 1884, vol. I, part. 1, p. 50).

(4) MARLOTH, Ueber mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von aussen (*Engler's Bot. Jahrb.*, 1883, Bd IV, p. 225-265).

(5) HARZ (C. O.), Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885.

Cet auteur, la même année (1), dans son travail sur la lignification des plantes supérieures et sur la présence de lignine dans l'enveloppe des graines, est amené à parler des téguments de 8 espèces de Solanacées. Constatant que les épaississements n'intéressent que les cellules épidermiques, il rapproche les téguments de cette famille de ceux de plusieurs espèces de Papavéracées, Linacées, Crucifères. En consultant le travail de GODFRIN (2) on peut se rendre compte de la valeur de cette comparaison.

En 1886, MOELLER (3) décrivant la structure de la paroi interne des cellules épidermiques du *Capsicum annuum* L., donna à ces cellules un nom qui leur a été souvent appliqué depuis, celui de « Gekrösezellen », nom qui rend un compte exact de leur aspect en coupe transversale.

En 1888, HANAUSEK (4) pousse plus en avant la description de l'assise externe de certains *Capsicum*, en mettant au point quelques erreurs qu'il avait remarquées dans les travaux de ses devanciers. Son étude n'apporte pas cependant beaucoup de lumière, car plus tard E. HARTWICH (5), et nous-même aujourd'hui, n'avons pas cru inutile de la reprendre.

GIOV. BRIOSI et TORQUATO GIGLI (6), la même année, étudièrent le *Lycopersicum esculentum* Mill., au point de vue chimique et anatomique. Ils distinguent quatre assises au tégument séminal : un épiderme, une assise mécanique, une assise de cellules accolées à l'endosperme et un épiderme interne limitant ces dernières. C'est la première fois que nous voyons rapporter l'assise interne au tégument; malheureusement nous ne com-

(1) HARZ (C. O.), Verholzungen bei höher. Pflanzen, speziell über das Vorkommen von Lignin in Samenschalen (*Botanisches Centralblatt*, Cassel, 1885, Bd XXIV, p. 90).

(2) *Loc. cit.*

(3) MOELLER, Microscopie der Nahrungs- und Genussmittel aus dem Pflanzenreiche. Berlin, 1886, p. 247; et 1905, p. 347.

(4) HANAUSEK, Ueber die Samenhautepidermis der Capsicumarten (*Berichte der deutsch. Bot. Gesell.*, 1888, Bd VI, p. 329-332).

(5) HARTWICH (E.), Ueber die Epidermis der Samenschale von Capsicum. (*Pharm. Post.*, Wien, 1894, n° 12, 8 p.).

(6) GIOV. BRIOSI et TORQUATO GIGLI, Intorno alla struttura anatomica ed alla composizione chimica del frutto del Pomodoro (Lycopersicum esculentum Mill). (*Rendi c. delle sess. della R. Acad. della scienze dell Ist. di Bologna*, 1889, p. 59-64).

prenons pas bien comment les auteurs ont pu différencier deux assises aux dépens de l'épiderme, qui seul forme les épaississements.

En 1890, parut le travail de HOLFERT (1) sur le rôle et la destinée des couches nourricières. On sait que cet auteur a démontré que l'édification des épaississements dans les téguments séminaux se fait aux dépens de matières nutritives, généralement de l'amidon, ramassées dans ces couches. Parmi les 174 exemples cités par l'auteur, 5 sont empruntés aux Solanacées. Ses descriptions, suffisantes pour appuyer sa théorie, ne peuvent être considérées comme une étude anatomique complète du tégument. En outre, nos observations nous permettent d'affirmer que l'amidon transitoire sert principalement à alimenter les jeunes tissus de l'amande.

En 1891, TONI et PAOLETTI (2), en étudiant l'anatomie du *Nicotiana Tabacum* L., décrivent le tégument séminal de cette plante. Les auteurs ont dû certainement prendre pour objet de leurs descriptions une graine assez éloignée du point de maturation, car ils ont mentionné quatre à cinq assises au tégument : une externe épaissie, deux à trois assises à parois minces, puis une assise tabulaire, résidu du nucelle et formant la limite externe de l'endosperme. Il est aisé de reconnaître, dans cette dernière assise, l'assise digestive un peu avant sa résorption. La même année, BRANDZA (3) publie un travail assez long sur le développement des téguments de la graine dans un grand nombre de familles. Ses observaions, très incomplètes sur les Solanacées, ne sont appuyées par aucune figure.

Peu de temps après, en 1893, GUIGNARD (4) fit paraître ses recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. Ce savant attire d'abord l'attention sur les descriptions antérieures trop peu précises, qui ont eu le tort, dit-il, de « confondre des tissus de nature différente ». Il marque

(1) HOLFERT, Die Nährschicht der Samenschalen. (*Flora*, Iena, 1890, 73).

(2) TONI et PAOLETTI, Beiträge zur Kenntniss des anatomischen Baues von Nicotiana Tabacum L. (*Berichte d. d. Bot. Gesellsch.*, Berlin, 1891).

(3) BRANDZA, Développement des téguments de la graine (*Revue gén. de Bot.* Paris, 1891, t. III).

(4) GUIGNARD (L.), Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal (*Journ. de Bot.*, Paris, 1893).

ainsi une étape nouvelle d'observations minutieuses appuyées principalement sur l'origine et les modifications successives des assises tégumentaires. Plus loin, au sujet de l'ovule du *Senecio vulgaris* L., il signale la division en deux zones des tissus du tégument, et le rôle digestif spécial que l'assise interne est appelée à jouer. Cette double remarque, dont il nous a été permis d'exploiter la fécondité, a pu être entièrement confirmée dans toutes les espèces des Solanacées que nous avons examinées ; elle apparaît même comme un caractère d'une généralité qui doit s'étendre, non seulement aux espèces de cette famille, mais à un grand nombre, sinon à toutes les Gamopétales.

L'année suivante, E. Hartwich (1) reprend l'étude du tégument des *Capsicum,* en se plaçant exclusivement au point de vue microchimique.

En 1895, Tschirch et Œsterle (2) publièrent le premier tome de leur Atlas de Pharmacognosie. On y trouve décrits les téguments du *Capsicum annuum* L. et de l'*Hyoscyamus niger* L. En 1897, Schlotterbeck (3) décrit celui du *Datura Stramonium* L. Ces descriptions, qui paraissent faites d'après les données antérieures, ne nous apprennent rien de nouveau.

Carl Hartwich (4), trois ans plus tard, publie à Zurich un travail intitulé : « De l'enveloppe de la graine des Solanacées ». Dès les premières lignes, il résume la structure du tégument, il y mentionne l'épiderme, la couche nourricière réduite à des assises écrasées, et à l'intérieur, une assise appartenant au nucelle. Dans la suite, il ne traite que des cellules épidermiques ; en quelques mots, il rappelle comment elles se comportent pendant le développement, indique quatre modes de répartition des épaississements sur leurs parois, et ne décrit que très succinctement leur forme et leur structure. C'est surtout l'étude microchimique des parois qui fait l'objet de sa publication. On y trouve toujours scrupuleusement délimitées les parties ligni-

(1) Hartwich (E.), Ueber die Epidermis der Samenschale von Capsicum (*Pharm. Post.*, Wien, 1894).

(2) Tschirch et Œsterle, Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde. Leipzig, 1895, t. I, Taf. 4 et 39.

(3) Schlotterbeck Julius Otto, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte pharmakognostisch wichtiger Samen. *Inaug. Diss.* Bern, 1897.

(4) Hartwich Carl, Samenschale der Solanaceen (*Festschr. d. Naturf. Ges.*, Zürich, 1897, Bd XLI, p. 366).

fiées, subérifiées ou purement cellulosiques et celles qui représentent des stades intermédiaires de ces modifications.

Une semblable étude ne nous a conduit qu'à la détermination de caractères très contingents. Nous avons pu nous assurer qu'ils variaient avec l'âge de la graine, la région du tégument examinée et surtout avec l'incidence du plan de coupe dans une même cellule. En outre, l'ordre que HARTWICH a mis dans son travail est peu commode, les figures réduites à une simple planche sont insuffisantes et peu exactes, et le nombre des espèces passées en revue est assez restreint; pour ces différentes raisons, nous avons estimé que de nouvelles recherches n'étaient pas inutiles.

Nous ne ferons que signaler deux publications qui nous éclairent sur la valeur de l'assise interne du tégument ovulaire, celle de MERZ (1) sur le développement de la graine des Utriculariacées, et celle de M[lle] GOLDFLUS (2) sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées.

En 1901, FÉLIX BOCHMANN (3) fit l'histoire du développement de la graine de l'*Atropa Belladona* L. Les détails qu'il fournit pour expliquer la structure du tégument alourdissent considérablement sa description et n'ajoutent rien aux observations de ses devanciers.

La thèse de LAVADOUX (4), en 1902, nous fait connaître la structure du tégument séminal du *Verbascum Thapsus* L.; celle des Salpiglossidées peut lui être comparée.

Enfin, en 1904, GUÉRIN (5), après avoir décrit le tégument des Graminées et des Sapindacées quelque peu avant, fit paraître ses recherches sur le développement et la structure du tégument des Gentianacées. Ce savant est arrivé à faire deux groupes parmi les espèces de cette famille gamopétale, en se basant sur la persistance ou la résorption de l'assise interne du tégument. Comme lui, et d'après le même caractère, nous

(1) MERZ, Untersuchungen über Anatomie und Samenentwickelung der Utricularieen. *Flora* (*Allg. Bot. Zeitg.*). Iena, 1897, LXXXIV, p. 69.

(2) M[lle] GOLDFLUS, Du rôle de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées (*Journ. de Bot.*, Paris, 1898 et 1899).

(3) BOCHMANN (FÉLIX), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte offizineller Samen und Früchte (*Inaug. Diss.*, Bern, 1901).

(4) LAVADOUX (G.), Recherches sur l'anatomie des Verbascées (*Thèse de l'Université* (*Pharmacie*), Paris, 1902).

(5) GUÉRIN (P.), *loc. cit.*

avons pu diviser les espèces des Solanacées en deux groupes ; mais cette division ne se trouve pas ici motivée par un genre de vie spécial de la plante.

Quelques mois plus tard, PELTRISOT (1) apportait une intéressante contribution à l'étude des « haustoria », organes presque constants chez les Gamopétales. Si ceux que nous avons rencontrés chez les Solanacées sont loin d'avoir le même développement que ceux des Éricacées, il faut peut-être en chercher la cause dans ce fait que nos téguments sont plus épais, qu'ils peuvent se constituer eux-mêmes réservoirs de matières nutritives, et qu'en outre, de bonne heure, notre assise interne, au lieu de disparaître, fonctionne comme assise digestive et permet l'assimilation des réserves emmagasinées. D'ailleurs, les organes qui, pour PELTRISOT, se comporteraient comme des suçoirs, avaient été signalés un peu auparavant, dans la même famille, par VAN TIEGHEM (2) et décrits par ce savant comme des « cupules lignifiées » dont le rôle mécanique serait précisément l'opposé de celui de « suçoirs de l'albumen ». L'un de ces organes, *hypostase*, localisé à la chalaze, se trouverait dans un grand nombre de familles; l'autre, *épistase*, voisin du micropyle, serait un organe propre aux Éricacées.

CHAPITRE II

Plan général de développement et de structure du tégument séminal des Solanacées.

L'ovule des Solanacées est unitégumenté, anatrope ou faiblement campylotrope. JOHANNÈS CHATIN (3) a montré comment se développe le mamelon nucellaire à la surface du placenta et comment le tégument ne tarde pas à envelopper entièrement le nucelle, pendant que s'accomplit le mouvement d'incurvation

(1) PELTRISOT (C. N.), Développement et structure de la graine des Éricacées (*Thèse doct. ès sciences*, Paris, 1904).

(2) VAN TIEGHEM (PH.), Sur l'hypostase (*Ann. Sc. nat.*, 1903, 8e série, t. XVII, p. 354).

(3) CHATIN (JOH.), *loc. cit.*

qui donne à l'ovule son aspect définitif. D'autre part, WARMING (1), faisant l'histogénèse des téguments ovulaires dans un assez grand nombre de groupes, nous apprend, que « dans quelques cas, ils proviennent uniquement de l'épiderme, dans d'autres, en même temps de l'épiderme et des tissus sous-jacents, dans une troisième série enfin, principalement ou exclusivement des tissus sous-jacents ».

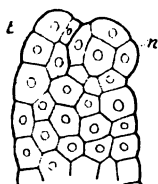


Fig. 1. — *Nicotiana sanguinea* Link. — Première ébauche du tégument séminal. *n*, nucelle; *t*, tégument. Gr. : 340.

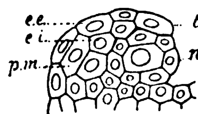


Fig. 2. — *Schizanthus pinnatus* R. et P. — Deux stades successifs du développement du tégument séminal autour du nucelle. Gr. : 340.

Nous avons cherché auquel de ces trois types pouvait se rapporter le tégument des Solanacées. Nous avons remarqué que cet organe procède d'abord d'un repli purement épidermique (fig. 1), qu'à l'intérieur de ce repli ne tarde pas à pénétrer une cellule du tissu sous-jacent, puis un plus grand nombre de ces cellules (fig. 2), au fur et à mesure que le tégument progresse autour du nucelle. L'accroissement en épaisseur se fait ensuite entièrement aux dépens de ces cellules intérieures (fig. 3), les cellules épidermiques n'y sont pour rien, elles se divisent seulement dans le sens radial.

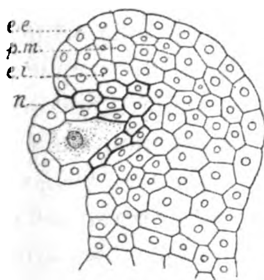


Fig. 3. — *Nicotiana rustica* L. — Jeune tégument montrant la multiplication des cellules comprises entre les deux épidermes. *n*, nucelle; *ee*, épiderme externe; *ei*, épiderme interne; *pm*, partie moyenne. Gr. : 340.

Quand le tégument a entièrement enveloppé le nucelle, pour ne laisser que l'étroit canal micropylaire, on peut dire qu'il est constitué par un épiderme externe (fig. 3, *ee*), un épiderme interne (*ei*) touchant le nucelle, ayant tous deux pour origine l'épiderme de la feuille carpellaire, et, par

(1) WARMING, De l'ovule (*Ann. Sc. nat.*, 1878, 6e série, t. V. p. 230).

un tissu compris entre les deux épidermes (*pm*) procédant des assises sous-épidermiques de la même feuille carpellaire.

Ces trois parties porteront plus spécialement désormais les noms d'assise externe, d'assise interne et de partie moyenne.

§ 1. **Premières différenciations des tissus du tégument ovulaire**. — Jusqu'au moment de la fécondation, le tissu du tégument reste formé de cellules à peu très comparables dans leurs dimensions et quant à leur contenu. Ce phénomène accompli, les différences commencent à apparaître. Généralement, l'assise externe la première se distingue par l'accroissement rapide de ses cellules, qui peuvent acquérir des dimensions triples et même quadruples des cellules sous-jacentes. Cet accroissement peut se faire dans le sens tangentiel ou radial ; les deux modes peuvent se rencontrer dans le même ovule, ils dépendent des pressions réciproques auxquelles ces ovules sont soumis. En même temps, ces mêmes cellules accusent de face un aspect légèrement sinueux qui ira en s'accentuant jusqu'à la maturité de la graine.

Les dimensions des cellules de l'assise interne changent peu ; leur section est rectangulaire, leur contenu est très épais et plasmatique. Vues de face, elles sont hexagonales, peu irrégulières, disposées en rangées méridiennes ayant pour pôles la chalaze et le micropyle.

Leur aspect particulier, qui se retrouve dans la plupart des ovules de Gamopétales et dans quelques Dialypétales, a déjà valu à l'assise qu'elles forment des désignations variables. WARMING (1), qui a attiré le premier l'attention sur elle, quoique STRASBURGER (2) l'ait représentée avant lui dans les *Scabiosa* et HOFMEISTER (3) dans les *Bartonia*, la décrit sous le nom de « couche de revêtement » et la considère « comme un caractère exclusif des Monochlamydées ». HEGEL-

(1) WARMING, *loc. cit.*, p. 235.
(2) STRASBURGER (E.), Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Iena, 1878, pl. IX, fig. 3 à 5.
(3) HOFMEISTER (W.), Entstehung des Embryo. Leipzig, 1849, pl. III, p. 36. — Neuere Beobacht. über Embryobildg. der Phanerog. (*Pringsh. Jahrb.*, 1858, t. I, p. 82-188).

MAIER (1) l'appelle « endoderme », SCHWERE (2) « endothèle », GŒBEL (3) « épithélium » ou « tapis ». Cette dernière appellation a été reprise par GUÉRIN (4) au sujet des Ményanthoïdées; PELTRISOT (5) a choisi celle d' « assise épithélioïde ».

Tous ces noms répondent à un rôle protecteur, et, en effet, il est exact que l'assise interne sert à protéger les jeunes tissus formés à son intérieur. Mais son rôle digestif, entrevu par GUIGNARD (6), nous semble primordial, plus net, plus durable; il est sa raison d'être, puisque, ce rôle terminé, elle est résorbée entièrement ou transformée en tissu mort de soutien. Aussi l'appellerons-nous « assise digestive » ou simplement « assise interne ».

Une troisième différenciation très importante siège dans la partie moyenne. De bonne heure, on peut y distinguer deux zones, l'une *externe*, formée de cellules polyédriques, isodiamétriques, à parois minces et à noyau bien visible; l'autre, *interne*, moins épaisse, formée de cellule également polyédriques mais allongées tangentiellement, à parois très chromatiques et à noyau caché dans un contenu cellulaire épais (fig. 4). GUIGNARD (7) a signalé une différenciation semblable et Mlle GOLDFLUS (8), également au sujet des Composées, a fourni quelques réactions microchimiques à l'appui de cette remarque. Nous avons

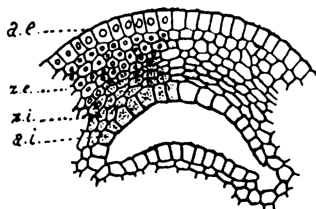


Fig. 4. — *Nicandra physaloides* Desf. — Premières différenciations du tégument ovulaire. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne : *ze*, zone externe ; *zi*, zone interne. Gr. : 210.

(1) HEGELMAIER, Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung (*Bot. Zeit.*, Leipzig, 1889, n° 50, p. 805).

(2) SCHWERE, Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale Web. *Flora*, Iena, 1896, I.

(3) GOEBEL, Entwickelungsgeschichte, 1882, p. 407.

(4) GUÉRIN (P.), Recherches sur le développement et la structure anatomique du tégument séminal des Gentianacées (*Journ. de Bot.*, Paris, 1904).

(5) PELTRISOT (C. N.), Développement et structure de la graine des Éricacées (*Thèse doct. ès sciences*, Paris, 1904, p. 20).

(6) GUIGNARD (L.), Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. (*Journ. de Bot.*, Paris, 1893, p. 284).

(7) GUIGNARD (L.), *loc. cit.*, p. 284.

(8) Mlle GOLDFLUS, *loc. cit.*, p. 381.

confirmé ces réactions à l'aide du mélange, fuchsine et vert d'iode. Avec le réactif combiné de CORDONNIER (1), sans traitement préalable à l'hypochlorite de soude, nous avons constaté que la zone externe fixait plus spécialement le vert, la zone interne le rouge.

Les caractères des deux zones ainsi différenciées sont constants; leurs limites seules sont variables. Jamais on ne passe brusquement d'une zone à l'autre; il y a toujours quelques cellules aux caractères indécis qui établissent un trait d'union. Dans les cas les plus fréquents, la zone interne s'étend en une épaisseur régulière de la chalaze au micropyle; dans d'autres cas, cette zone diminue d'épaisseur en approchant du micropyle et, dans cette région, c'est à peine si l'on distingue en dehors de l'assise interne, une ou deux assises de cellules aux caractères propres à cette zone; dans d'autres cas enfin, les cellules à contenu plasmatique se groupent seulement autour de la chalaze.

Au moment où apparaissent ces premières différenciations, le tissu tégumentaire de la chalaze est le siège d'une intéressante modification.

On sait que la cellule-mère du sac embryonnaire, née d'une cellule sous-épidermique, refoule et digère toutes les autres cellules du nucelle, de sorte qu'au moment de la production des cellules-filles, le nucelle a totalement disparu et la cellule-mère se trouve directement en contact avec l'assise interne du tégument dans toute l'étendue de celle-ci.

Alors a lieu un temps d'arrêt pour permettre la formation des cellules sexuelles et le phénomène encore plus important de la fécondation. Le développement du sac embryonnaire se poursuit ensuite, la cellule-mère paraissant avoir légué sa faculté digestive aux antipodes. Le nucelle ayant été digéré, celles-ci vont faire subir un sort analogue aux assises tégumentaires avec lesquelles elles se trouvent en contact. On assiste alors à une véritable hernie du sac embryonnaire due à une perforation de l'assise interne du tégument. Les antipodes prennent place dans le fond de cette poche herniale, laissent diffuser leurs sucs

(1) CORDONNIER (E.), *loc. cit.*

digestifs et les tissus tégumentaires se trouvent entamés jusqu'à une profondeur variable (fig. 5 et 6).

Dans la région chalazienne, le tégument est ainsi creusé d'une cavité remplie d'un liquide épais au sein duquel flottent de nombreuses granulations de dimensions très variables, très réfringentes et achromatiques.

Il est intéressant de signaler les relations que présente cette

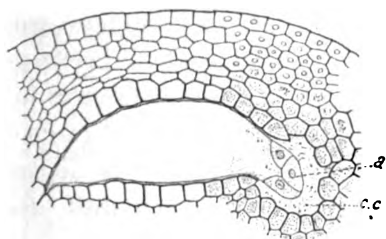


Fig. 5. — *Lycopersicum racemigerum* Lange. — Formation de la cavité chalazienne. *a*, antipodes; *cc*, cavité chalazienne. Gr. : 300.

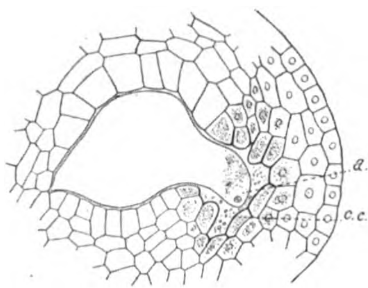


Fig. 6. — *Solanum tuberosum* L. — Formation de la cavité chalazienne et résorption des antipodes. *a*, antipodes. *cc*, cavité chalazienne. Gr. : 300.

cavité avec les tissus voisins pour se rendre compte des analogies que l'on peut établir avec ce que l'on a déjà nommé « haustorium », « Nährgewebe », « suçoirs de l'albumen », etc. Avec le système vasculaire, qui à ce moment ne comprend généralement que quelques courtes trachées localisées à la base du raphé, cette cavité est en relations directes par un tissu de transport à longues cellules étroites et à parois minces, tissu tout à fait comparable à celui qui fait communiquer les extrémités des nervures foliaires avec les stomates aquifères et que l'on a appelé « tissu de transfusion » ou plus exactement « épithème ».

Avec les cellules de la zone interne de la partie moyenne du tégument, cette cavité semble être encore en relations plus intimes. Elle se trouve déjà elle-même tout à fait comprise dans les cellules de cette zone. A son contact, ces cellules sont disloquées, leurs membranes fortement gonflées, en voie de dissolution, leur contenu fortement granuleux et plasmatique.

Dans tous les cas, comme on le voit, la cavité chalazienne

joue un rôle déterminé. Que l'on conçoive ce rôle comme celui d'un suçoir ou comme celui d'une chambre, d'un magasin de réserves, il est hors de doute que les substances nutritives destinées à l'édification de l'albumen proviennent de cette cavité, qui les reçoit elle-même des tissus du tégument ou indirectement de la plante-mère, par l'intermédiaire de l'appareil conducteur tégumentaire.

Arrivée au maximum de son développement, la cavité chalazienne peut présenter une capacité parfois égale à celle du sac embryonnaire lui-même (fig. 7); quelquefois elle est au contraire fort réduite, formée seulement par une simple disjonction des cellules de l'assise digestive. Quant à sa forme, elle peut être sphérique, ellipsoïdale et aplatie dans le sens de l'axe ovulaire, le plus souvent allongée en entonnoir, dont le col va insensiblement se perdre dans les interstices du tissu conducteur du raphé.

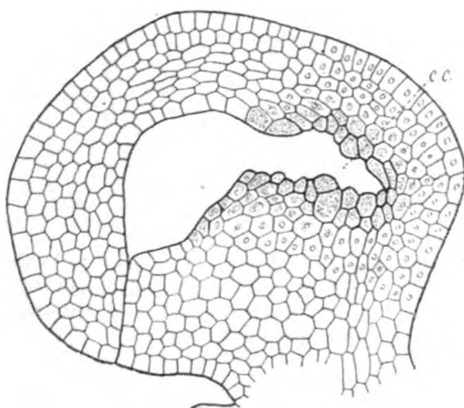


Fig. 7. — *Lycopersicum esculentum* Mill. — Ovule montrant la cavité chalazienne au maximum de son développement. *cc.* cavité chalazienne. Gr. : 300.

Dans tous les cas, cette forme primitive se modifie. A droite et à gauche, sur les coupes longitudinales de l'ovule, l'assise interne s'écarte de l'assise tégumentaire plus externe avec laquelle elle est en contact, les sucs digestifs de la cavité chalazienne se frayant un passage dans la partie moyenne des parois communes à ces deux assises. Cette séparation de l'assise interne progresse de la chalaze au micropyle, de telle sorte que l'assise interne dans presque toute son étendue se trouve isolée du reste du tégument par un espace en forme de calotte dépendant de la cavité chalazienne initiale (fig. 8).

A cet état, l'assise interne semble bien peu appartenir au tégument, et, comme les premières cellules d'albumen se

trouvent à ce moment étroitement appliquées contre elle, on comprend qu'un grand nombre d'auteurs l'aient considérée comme l'épiderme nucellaire. Et cependant, elle garde les traces de sa véritable origine dans la région micropylaire où la solution de continuité n'est jamais parfaite.

La modification de la cavité chalazienne se poursuit : elle se réduit et même peut disparaître. Les cellules de l'assise interne se multiplient par cloisonnement radial, arrivent à envelopper complètement le sac embryonnaire pendant que la croissance de celui-ci oblige, à son tour, l'assise interne à reculer dans les espaces laissés vides en dehors d'elle. A ce moment le rôle digestif des sucs sécrétés par les antipodes est terminé, c'est l'assise interne qui va le reprendre.

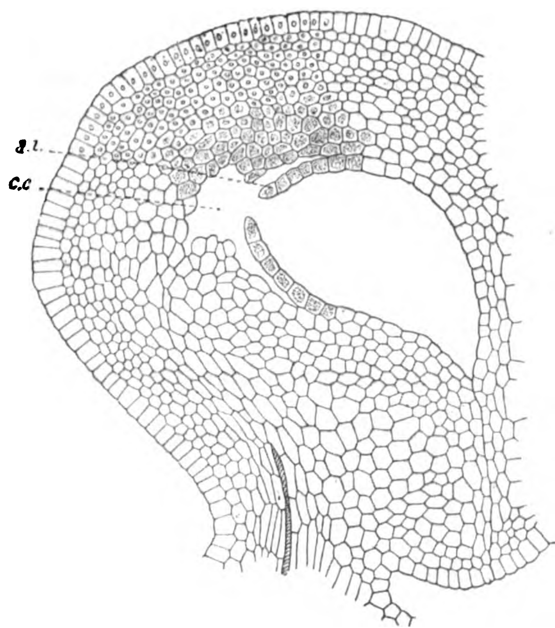


Fig. 8. — *Datura Stramonium* L. — Processus d'isolement de l'assise interne. *ai*, assise interne; *cc*, cavité chalazienne. Gr. : 200.

Les tissus du tégument sont maintenant définitivement organisés. Les phénomènes qui vont suivre concourent tous au développement de l'albumen et de l'embryon; par leurs manifestations morphologiques et physiologiques, ils rappellent ceux de la germination. Aussi ne serait-ce pas trop s'aventurer de dire que la véritable germination commence à ce moment pour se poursuivre en deux étapes, la première présidant à la formation de l'albumen et de l'embryon aux dépens des tissus nourriciers du tégument, la deuxième nous

faisant assister, aux dépens des matériaux accumulés dans l'albumen, à l'édification de la jeune plante encore dépourvue de chlorophylle.

Se basant sur des données macroscopiques, les anciens botanistes ont établi que le passage de l'état d'ovule à celui de graine se faisait en deux périodes, une période dite d'accroissement et une période de maturation. L'examen microscopique du tégument des Solanacées nous a permis de nous assurer que l'accroissement se fait presque exclusivement aux dépens du tégument et est pour lui une période de construction, tandis que la maturation représente, pour ce même organe, une période de destruction. Prenons successivement les diverses parties que nous avons distinguées dans notre tégument, et voyons les modifications qu'elles subissent durant le cours de ces deux périodes.

§ 2. Évolution de l'assise interne ou assise digestive.

— Les cellules de l'assise interne tendent à s'aplatir tangentiellement, quoique, parfois, elles conservent assez longtemps une section carrée. Le contenu, toujours épais, accuse une grande activité fonctionnelle, celle de sécréter des diastases qui se répandent au dehors pour digérer le contenu des cellules tégumentaires et même ces cellules tégumentaires elles-mêmes avec tous les éléments qui les constituent ; celle aussi, de se laisser traverser par les substances digérées qui se rendent aux jeunes cellules d'albumen (fig. 9).

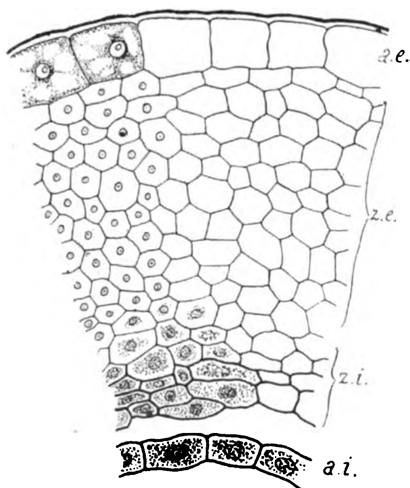


Fig. 9. — *Cyphomandra betacea* Sendt. — Digestion de la zone interne par l'assise digestive. *ai*, assise digestive ; *zi*, zone interne ; *ze*, zone externe ; *ae*, assise externe. Gr. : 340.

Elle exerce ces fonctions jusqu'à ce que la première assise

des cellules d'albumen soit définitivement constituée; elle semble alors s'en dessaisir en leur faveur (1).

Son contenu change d'aspect, il devient plus clair, le noyau se rétrécit, des vacuoles nombreuses apparaissent; les cellules se disloquent, s'affaissent au point de ne plus être reconnaissables que par l'aspect lenticulaire de leur contenu, disposé en chapelet à la périphérie de l'albumen (fig. 10). Deux cas peuvent alors se présenter : ou bien elle continue à s'aplatir et disparaît complètement, ou bien, ses parois se raffermissent et prennent des épaississements. Les cellules apparaissent dans ce dernier cas avec des formes nouvelles, des ornements variés dont certains caractères peuvent servir à partager les espèces d'un même genre, et qui contribuent toujours, avec les autres parties du tégument, à la protection de l'amande.

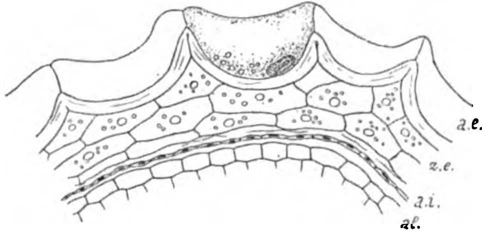


Fig. 10. — *Nicotiana Tabacum* L. — Coupe transversale du tégument d'une jeune graine au moment de la résorption de l'assise interne. *ai*, assise interne; *ae*, assise externe; *ze*, zone externe; *al*, albumen. Gr. : 200.

L'examen de l'assise digestive adulte est toujours facile dans une coupe tangentielle. Sa couleur brune tranche nettement sur les parois incolores de l'albumen; le vert d'iode qui la colore en bleu suffit à dissiper les doutes dans une coupe peu propice.

§ 3. Évolution de la partie moyenne.

— La zone interne comprend généralement 4 ou 6 assises. Ses cellules se

(1) Beaucoup d'auteurs, Haberlandt (Die Klebschicht des Gras-Endosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe. *Berichte der deutsch. Bot. Gesell.*, Berlin, 1890, p. 40) et Guignard (Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. *Journ. de Bot.*, Paris, 1893, p. 311) entre autres, ont fourni bon nombre d'arguments en faveur du rôle digestif de l'assise externe de l'albumen pendant la maturation. L'un de ces arguments s'appuie sur l'aspect du contenu cellulaire de cette assise, qui, à l'état adulte surtout, est bien différent de celui des assises plus internes. Nous avons remarqué nous-même, particulièrement dans les *Datura*, que l'assise externe de l'albumen ne renferme que des grains d'aleurone petits et très serrés, tandis que les autres assises du même tissu sont gorgées de grains beaucoup plus gros et surtout d'huile fixe.

multiplient peu; celles qui sont les plus voisines de l'assise digestive s'arrondissent, leur contenu devient moins épais, leur noyau est gros et rempli de nombreuses granulations. Elles se disloquent ensuite par dissolution de la partie moyenne de leurs parois et disparaissent enfin entièrement sous l'action des sucs digestifs émis par l'assise interne. Dans la couche épaisse de granulations réfringentes, située dans la partie laissée libre entre l'assise interne et le reste du tégument,

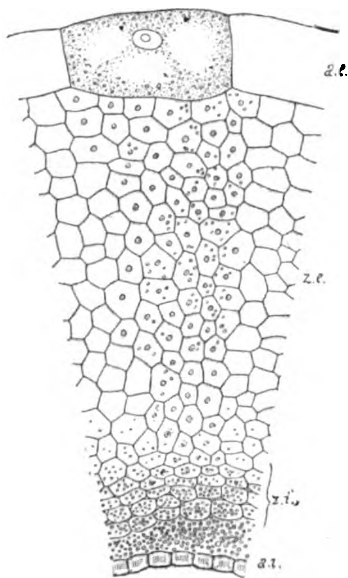


Fig. 11. — *Hyoscyamus niger* L. — Répartition de l'amidon dans le tégument, aux premiers stades du développement. *ai*, assise interne; *ae*, assise externe; *zi*, zone interne; *ze*, zone externe. Gr. : 170.

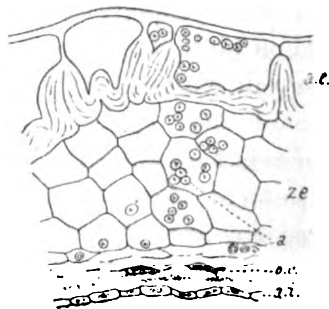


Fig. 12. — *Solanum heterodoxum* Dun. — Résistance des cellules à sable aux sucs digestifs. *ai*, assise interne; *ae*, assise externe; *ze*, zone externe; *oc*, cellule à sable; *a*, amidon. Gr. : 200.

apparaissent de nombreux grains d'amidon, très petits, arrondis, communiquant à toute cette masse une coloration bleu violacé sous l'action de l'iode (fig. 11). Ce processus de digestion atteint toutes les cellules de la zone interne de la partie moyenne. Cette zone disparaît totalement, les parois cellulaires elles-mêmes sont digérées; la meilleure preuve en est dans ce fait que l'oxalate de calcium pulvérulent qui se localise dans les cellules de cette zone se trouve, au terme de la digestion, éparpillé, disséminé contre les parois des assises non atteintes; et cependant, les parois des cellules qui l'emmagasinent sont plus résistantes que les autres aux sucs digestifs (fig. 12).

La zone externe a une destinée toute différente. C'est à elle

seule que doit s'appliquer le nom de tissu nourricier tel que l'a conçu Holfert (1).

Elle est constituée au début par un nombre variable, mais toujours restreint, d'assises cellulaires dont nous avons déjà décrit les caractères. Pendant la digestion de la zone interne, ce nombre croît notablement, et cette circonstance contribue à donner, dès cet instant, à la jeune graine, et sa taille et sa

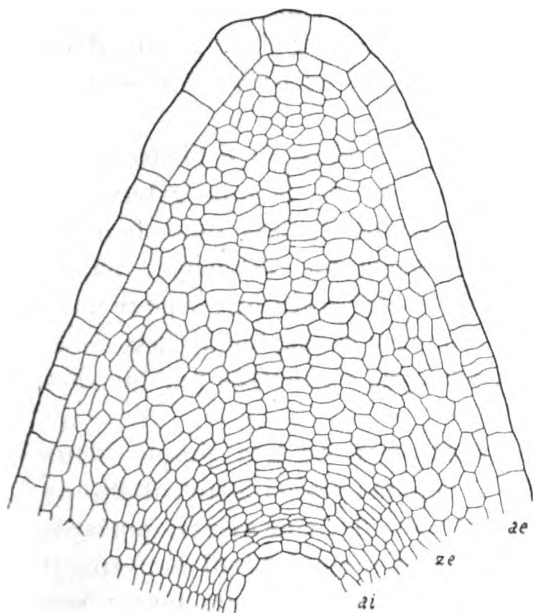


Fig. 13. — *Lycium europæum* L. — Multiplication surtout tangentielle des cellules de la zone externe dans la région correspondant au plan de symétrie de la jeune graine. *ai*, assise interne; *ae*, assise externe; *ze*, zone externe. Gr. : 200.

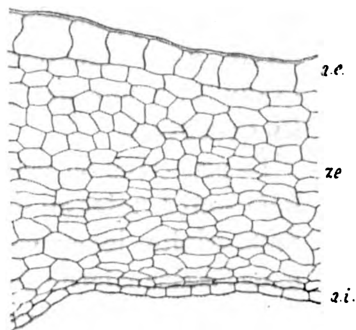


Fig. 14. — *Lycium europæum* L. — Multiplication tangentielle et radiale des cellules de la zone externe dans la région des faces. *ai*, assise interne ; *ae*, assise externe ; *ze*, zone externe. Gr. : 200.

forme définitives. Les cellules prennent presque exclusivement des cloisons tangentielles dans une région correspondant au plan de symétrie ovulaire ; dans la direction perpendiculaire à ce plan, la multiplication cellulaire se fait par un plus grand nombre de cloisons radiales. L'aspect des figures 13 et 14 montre ce cloisonnement tangentiel, d'où résultent des séries de cellules aplaties, empilées les unes au-dessus des autres, et constituant ce « tissu cambiforme diffus » déjà signalé par

(1) Holfert, *loc. cit.*

C.-E. Bertrand au sujet des Gymnospermes (1). D'après ce double mode de cloisonnement, on conçoit facilement que la graine acquière la forme discoïde sous laquelle elle se présente généralement dans les Solanacées. C'est cette multiplication active des cellules de la zone externe, qui amène également la jeune graine à atteindre de très bonne heure la taille adulte. Dans le *Capsicum annuum* L., les dimensions d'une graine, dans laquelle l'albumen est encore réduit à 8 ou 10 cellules, sont les mêmes que celles de la graine adulte.

Ce qu'il importe maintenant de mettre en évidence, c'est la transformation entière ou partielle de la zone externe en une bande compacte plus ou moins épaisse dans laquelle on ne retrouve aucune différenciation cellulaire; bande que nous appellerons « couche membraniforme » pour nous servir d'une locution déjà connue et appliquée par Guignard (2) à une production analogue rencontrée par lui chez les Crucifères.

Le processus de cette transformation est très simple ; deux faits sont à noter au début : 1° la jeune graine ayant atteint sa taille adulte, les épaississements sont devenus assez importants dans l'assise externe pour s'opposer désormais à tout mouvement d'extension; 2° l'assise digestive change de caractères; son contenu cesse d'être plasmatique, il présente un noyau finement granuleux, souvent elliptique, entouré d'une mince couche de protoplasma vacuolaire; cette assise accuse donc une diminution de son activité.

On conçoit dès lors que les assises de la zone externe, contenues à l'extérieur par l'assise tégumentaire périphérique qui ne peut s'étendre, et poussées d'autre part par l'albumen qui, à ce moment, grossit rapidement, soient écrasées, vidées de leur contenu; et que leurs membranes s'accolent et contribuent à former cette couche membraniforme, dont la cohésion s'accroît au fur et à mesure que l'albumen se rapproche de l'assise externe.

Dans la plupart des cas, toute la zone externe est transformée

(1) Bertrand (C.-E.), Études sur les téguments séminaux des Gymnospermes (*Ann. Sc. nat.*, Paris, 1878, 6e série, t. VII, p. 71).
(2) Guignard (L.), *loc. cit.*, p. 6.

en couche membraniforme. Rarement, il subsiste quelques assises cellulaires sur les faces, un peu plus sur les bords de la graine; mais ces cellules ont beaucoup perdu de leurs caractères primitifs; leurs membranes n'ont pas de direction déterminée;

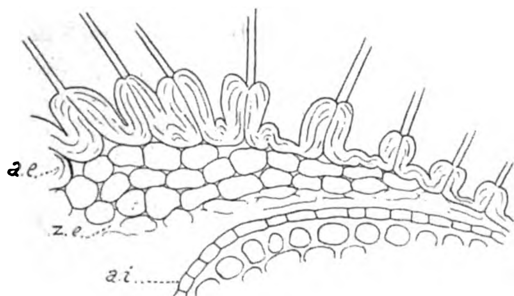


Fig. 15. — *Salpichroa rhomboidea* Miers. — Aspect des cellules non résorbées de la zone externe, dans une coupe transversale du tégument adulte au niveau des bords de la graine. *ai*, assise interne; *ae*, assise externe; *ze*, zone externe. Gr.: 200.

elles sont déchirées; elles laissent entre elles de nombreux méats souvent transformés en lacunes; leur contenu formé de granulations rares, brunâtres, indique nettement que nous sommes en présence d'éléments ayant perdu toute vitalité (fig. 15, *ze*).

§ 4. **Évolution de l'assise externe ou assise épidermique**. — L'assise externe se différencie de très bonne heure par la forme et les dimensions de ses cellules. La fécondation accomplie, ces cellules vues de face présentent des contours sinueux; ce phénomène se traduit sur les coupes transversales par la présence d'un grand nombre de parois radiales, la même paroi latérale d'une seule cellule ayant été atteinte plusieurs fois par le rasoir. Ces sinuosités sont dues à un accroissement en surface des parois latérales.

Il est bien rare que cet accroissement se fasse suivant une ligne génératrice nettement perpendiculaire aux deux parois externe et interne; cette génératrice devient presque toujours oblique et engendre des sinuosités plus accentuées tantôt sur la paroi interne (fig. 16), tantôt sur la paroi externe (fig. 17).

A cette modification importante, s'ajoute un accroissement

tangentiel, puis radial qui donne bientôt à la cellule ses dimensions définitives. Il est à remarquer, d'après cela, que les cellules de l'assise externe se multiplient très peu, elles se



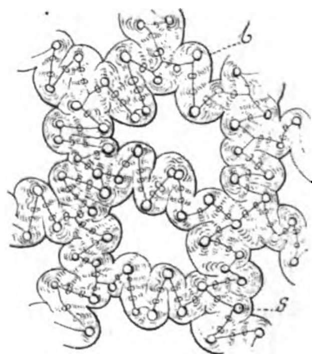


Fig. 16. — *Physalis philadelphica* Lam. Fig. 17. — *Solanum sodomæum* L.
Cellules de l'assise externe du tégument vues de face. En *s*, aspect à leur sommet; en *b*, aspect à leur base. Gr. : 200.

contentent seulement de grandir. Leur nombre, compté sur la section transversale d'une graine d'une espèce donnée, diffère peu de celui que l'on peut trouver à l'assise externe d'un ovule de la même espèce.

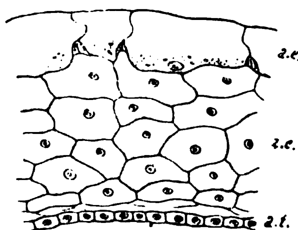


Fig. 18. — *Browallia demissa* L. — Apparition des épaississements dans l'assise externe. *ai*, assise interne ; *ae*, assise externe ; *ze*, zone externe. Gr. : 200.

Les cellules de l'assise épidermique prennent en outre des épaississements. Ceux-ci se manifestent d'abord là où plus tard ils seront les moins considérables, c'est-à-dire, sur les parois externes. Notons cependant que ces épaississements des parois externes sont de nature et de destinée toutes différentes. Ils sont cellulosiques, parfois mucilagineux ; ils sont appelés à disparaître généralement, leur rôle de protection est momentané, ne s'applique qu'aux tissus mêmes du tégument; ceux qui apparaissent sur les autres parois sont au contraire persistants et protègent la graine pendant sa vie latente.

Les parois latérales s'épaississent ensuite, mais rarement dans toute leur hauteur. C'est à la base, dans l'angle formé par les

parois latérales et internes que les épaississements apparaissent (fig. 18); ils s'étendent ensuite sur toute la surface des parois internes et sur une hauteur variable des parois latérales. Les couches qui se superposent peuvent être nombreuses et de nature chimique différente; elles arrivent parfois à obstruer complètement le lumen cellulaire (fig. 19).

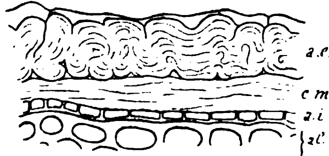


Fig. 19. — *Saracha stapelioides* Decne. — Coupe transversale du tégument de la graine. Les épaississements comblent le lumen des cellules de l'assise externe. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen. Gr.: 200.

Le mode d'apparition de ces épaississements n'est pas toujours aussi simple; ils débutent dans certains cas par des bandes longitudinales sur les parois latérales (fig. 20), dans d'autres cas, par des bandes transversales s'anastomosant souvent pour former un réseau aux mailles aplaties (fig. 21).

Quoi qu'il en soit, le noyau préside toujours à la formation de ces épaississements; on peut le remarquer appuyé aux parois sur lesquelles se déploie la plus grande activité. Dans les stades très jeunes, il se trouve au milieu de la cellule, il se porte ensuite contre la paroi externe et enfin contre la paroi interne (1). Il ne disparaît que lorsque tout est épaissi; il se résout alors, de même que tout le contenu cellulaire, en granulations plus ou moins fines qui tapissent le fond de la cellule. Ces granulations disparaissent par l'hypochlorite de soude, se colorent en brun très foncé par l'eau iodée; elles contribuent, pour la plus grande part, à donner à la graine sa couleur propre.

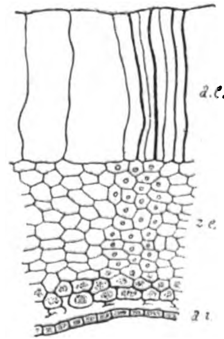


Fig. 20. — *Solanum Seaforthianum* And. — Premiers épaississements de l'assise externe. *ai*, assise interne; *ae*, assise externe; *ze*, zone externe. Gr. : 60.

(1) Ce rôle très général du noyau dans la formation des épaississements se trouve exposé dans un travail très documenté de Haberlandt (Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Iena, 1887).

Il est aussi très facile de confirmer partiellement l'opinion de HOLFERT (1) sur le rôle de l'amidon transitoire. Dans les coupes transversales et tangentielles des jeunes graines, il est remarquable de voir les grains d'amidon se ranger régulièrement contre les parois en voie d'épaississement. L'iode colore certains de ces grains en bleu franc, d'autres, les plus petits, en violet, ce qui indique qu'ils sont dans des états de digestion différents.

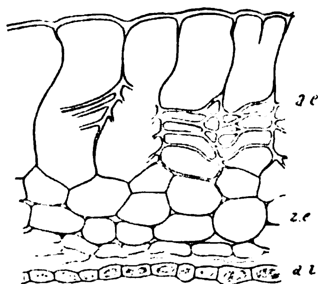


Fig. 21. — *Cestrum Parqui* L'Hérit. — Premiers épaississements de l'assise externe. *ai*, assise interne: *ae*, assise externe: *ze*, zone externe. Gr. : 200.

La nature chimique des épaississements est fort variable, et nous y rencontrons toutes les modifications de la membrane cellulaire. Ils peuvent être purement cellulosiques comme dans les parties sous-cutilaires de la paroi externe (*Physalis*, *Hyoscyamus*, par ex.) et dans les bandes longitudinales des parois latérales (*Lycopersicum*, *Cyphomandra*, *Salpichroa*, plusieurs *Solanum*). La modification la plus générale est la lignification, qui atteint presque toujours les parois internes et la partie inférieure des parois latérales, et rarement les couches les plus internes de la paroi externe (*Datura*, *Nicandra*, etc.). La subérification est aussi assez fréquente mais jamais aussi étendue ; on la rencontre dans les cuticules qui limitent à l'extérieur les parois externes et plus rarement dans les parois internes et latérales (*Hyoscyamus*, *Browallia*). La gélification atteint quelquefois les parois externes et latérales et peut les faire disparaître. Enfin une modification particulière signalée par HARTWICH (2) et désignée sous le nom d' « amyloïde », sorte de cellulose moins condensée bleuissant par l'iode directement sans action préalable de l'acide sulfurique, peut se rencontrer dans les parties sous-cuticulaires de la paroi externe des cellules épidermiques des graines des *Capsicum*, du *Nicandra physaloides* Desf., du *Solanum paniculatum* L. par exemple.

L'auteur que nous venons de citer s'est surtout attaché à

(1) HOLFERT, *loc. cit.*
(2) HARTWICH CARL, *loc. cit.*

décrire ces variétés d'épaississements en faisant appel à beaucoup de réactions délicates. Nous nous sommes contenté d'appliquer la méthode de la double coloration ; les différenciations qu'elle nous a permis de noter nous ont paru suffisantes ; nous ne mentionnerons d'ailleurs que celles dont nous sommes certain.

Les épaississements des assises tégumentaires de la graine adulte seront décrits dans les chapitres suivants. On peut cependant, parmi les grandes variations qu'ils présentent, donner une forme générale simple : celle d'un scléréide, épaissi du côté interne en fer à cheval très ouvert, à paroi externe beaucoup plus mince s'affaissant dans l'intérieur du lumen et donnant à la graine adulte l'aspect réticulé bien connu chez la plupart des graines des Solanacées. Vues de face, ces cellules sont fortement sinueuses et s'engrènent à la façon de roues dentées. Dans la région du hile, elles sont toujours plus petites, sur les bords de la graine, plus étroites et plus allongées ; dans les deux cas leurs parois sont plus droites.

Y a-t-il dans l'histoire du développement du tégument séminal des Solanacées des faits en contradiction avec les idées générales admises? Les divisions que nous avons établies dans cet organe, les détails histologiques que nous y avons observés confirment entièrement les hypothèses que les savants [Ad. Brongniart (1), Caspary (2), Cramer (3), Van Tieghem (4), Celakovski (5), Warming (6)] ont émises sur sa valeur mor-

(1) Brongniart (Ad.), Sur la génération et le développement de l'embryon dans les plantes phanérogames (*Ann. Sc. nat.*, 1827, 1re série, t. XII, p. 143). — Note sur un cas de monstruosité des fleurs de *Primula sinensis* (*Ann. Sc. nat.*, 1834, 2e série, t. I, p. 308-310). — Examen de quelques cas de monstruosités végétales propres à éclairer la structure du pistil et l'origine des ovules (*Ann. Sc. nat.*, 1844, 3e série, t. II, p. 20-32).

(2) Caspary, Vergrünungen der Blüthe des weissen Klees. *Schrift d. k. physik. œkonom. Gesellsch. Kœnigsb.*, 1861, II, p. 51-72).

(3) Cramer, Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien. Zurich, 1864.

(4) Van Tieghem (Ph.), Recherches sur la symétrie de structure de l'ovule et sur l'orientation de l'embryon dans la graine (*C. R. Acad. des Sc.*, Paris, 1869, t. LXIX, p. 289).

(5) Celakovski, Vergrünungsgeschichte der Eichen von Alliaria officinalis (*Bot. Zeit.*, Leipzig, 1875). — Zur Discussion über die Eichen (*Bot. Zeit.*, Leipzig, 1875).

(6) Warming, De l'ovule (*Ann. Sc. nat.*, Paris, 1878, 6e série, t. V).

phologique. Ceux-ci, en effet, nous ont appris que le tégument représente « un petit limbe attaché par un pétiole, le funicule, sur le bord renflé du carpelle ». Il nous est facile de faire ressortir les homologies qui existent entre les différentes parties du tégument unique des Solanacées et les parties que l'on a l'habitude de distinguer dans une feuille type :

1° Épiderme supérieur de la feuille. = Assise interne du tégument.

Leurs cellules vues de face sont très peu sinueuses, parfois même, leurs parois sont droites (*Datura*).

2° Épiderme inférieur de la feuille. = Assise externe du tégument.

Leurs cellules sont très sinueuses. Les stomates et les poils, qui se localisent plus spécialement sur l'épiderme inférieur de la feuille, ont été signalés les premiers par Godfrin (1), les seconds par Guignard (2), sur l'assise externe des téguments.

3° Mésophylle. { Tissu palissadique. = Zone interne.
Tissus à rôle chimique actif.
Tissu lacuneux. = Zone externe.
Tissus où se déposent plus particulièrement les matières alimentaires et les produits de sécrétion. } Partie moyenne du tégument.

§ 5. **Amidon.** — On trouve toujours de l'amidon dans le tégument séminal des Solanacées. Il apparaît d'abord dans le placenta, puis passe dans le tégument. On peut apercevoir, dans une coupe d'un jeune ovule de *Capsicum annuum* L. (fig. 22), sa distribution autour de l'appareil conducteur, à égale distance des assises externe et interne. Il se localise presque exclusivement dans la partie moyenne qui représente ainsi la couche nourricière d'Holfert (3). Ce dernier auteur lui donne pour rôle unique de servir à former les épaississements de l'assise externe ; il est évident que l'amidon transitoire est employé, en

(1) Godfrin (J.), Étude histologique des téguments séminaux des Angiospermes. Nancy, 1880, p. 107.

(2) Guignard (L.), Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. *J. de Bot.* Paris, 1893, p. 246.

(3) Holfert, *loc. cit.*

outre, comme substance nutritive par le jeune albumen, digéré au préalable par les diastases fournies par l'assise interne du tégument. En effet, dans les coupes des graines en voie d'accroissement traitées par l'eau iodée, on voit nettement les assises cellulaires de la zone interne de la partie moyenne disparaître, pour ainsi dire, sous une épaisse bande colorée en bleu violacé (fig. 11), tandis que les assises plus éloignées de l'assise digestive restent très visibles et ne présentent que quelques rares grains colorés en bleu. Les dimensions des grains varient avec les espèces. Ils sont petits dans l'*Hyoscyamus niger* L., le *Petunia nyctaginiflora* Juss., le *Solanum flavum* Kit., etc.; assez gros dans le *Solanum heterodoxum* Dun., le *Datura Stramonium* L. Dans ce dernier cas, le hile central, les stries concentriques d'accroissement, le phénomène de la croix noire entre nicols croisés, se voient nettement.

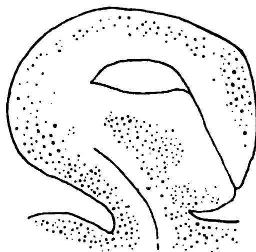


Fig. 22. — *Capsicum annuum* L. — Distribution de l'amidon dans l'ovule. Gr. : 60.

§ 6. **Appareil conducteur.** — Van Tieghem (1) et Le Monnier (2) ont montré tout l'intérêt qu'on pouvait tirer de l'étude de l'appareil conducteur des téguments séminaux. Chez les Solanacées, il est toujours très simple dans sa structure et dans sa distribution. Nous pouvons rencontrer trois états de complication : 1° un tissu de transport parcourant le funicule et le raphé depuis les dernières trachées du placenta jusqu'à la cavité chalazienne; 2° un tissu de transport plus court et des trachées dans le funicule et dans la partie basilaire du raphé ; 3° un véritable appareil conducteur à plusieurs branches pourvu d'abondantes trachées, souvent différenciées en vaisseaux parfaits.

Les deux premiers états sont certainement les plus fréquents ; le dernier ne se rencontre que dans le genre *Datura* ; sa complexité est due à la taille plus grande des graines ; nous le décrirons plus loin en détail.

(1) Van Tieghem (Ph.), Note sur divers modes de nervation de l'ovule et de la graine (*Ann. Sc. nat.*, 1872, 5e série, t. XXI).

(2) Le Monnier (G.), Recherches sur la nervation de la graine (*Ann. Sc. nat.*, 1872, 5e série, t. XVI).

DEUXIÈME PARTIE

Étude spéciale (1)
du développement et de la structure du tégument séminal chez un grand nombre d'espèces de Solanacées.

CHAPITRE III

SOLANÉES (sauf le genre *Solanum*).

Lycopersicum esculentum Mill. — L'ovule est formé de cellules sensiblement égales (fig. 7); les plus externes rangées régulièrement constituent cependant une assise qui se distingue nettement des autres. La cavité chalazienne est très profonde, les cellules qui l'entourent ont des parois fortement colorables.

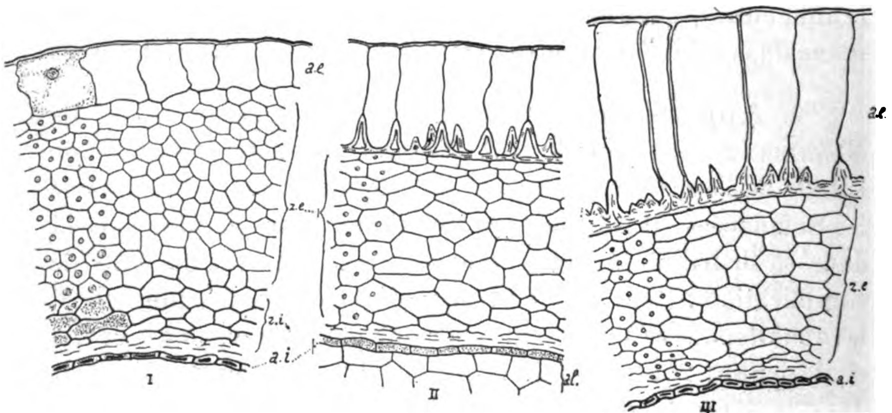


Fig. 23. — *Lycopersicum esculentum* Mill. — Trois stades successifs (I, II et III) du développement du tégument séminal. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *ze*, zone externe; *zi*, zone interne; *al*, albumen. Gr. : 170.

Le tissu conducteur est uniquement constitué par un ensemble de cellules allongées et étroites se terminant à la chalaze. La différenciation de la partie moyenne en zone interne et externe n'a lieu qu'assez tard ; l'isolement de l'assise interne et la

(1) Dans cette étude, nous avons suivi la classification donnée par Bentham et Hooker (*Genera plantarum*. Londoni, 1873-1876, t. II).

MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS (VIe ARR.)

PR. N° 535 1907

Flore Générale de l'Indo-Chine

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

H. LECOMTE

Professeur au Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

L'ouvrage formera environ 7 volumes gr. in-8° de chacun 500 pages, illustrés de figures dans le texte et de 150 planches hors texte en lithographie, la plupart doubles.

VIENT DE PARAITRE :

TOME I — Fascicule I

Renonculacées, Dilléniacées, Magnoliacées, Anonacées

Par FINET et GAGNEPAIN

Un volume grand in-8°, de 112 pages, avec figures dans le texte et 14 planches hors texte, en lithographie. Prix de ce fascicule. **10** *francs.*

Avec le premier fascicule du tome premier de la *Flore générale de l'Indo-Chine*, nous présentons au monde botanique les prémices d'une série d'ouvrages qui, sous le titre général de *Flores coloniales de la France*, seront publiés successivement sous la direction de M. le professeur Lecomte.

Pays riche, botaniquement parlant, l'Indo-Chine devait passer en premier lieu. Par son voisinage avec les Indes anglaises, la Chine, le Tibet, sa végétation ressemble à celle de ces riches contrées tout en conservant son caractère propre. Elle n'est guère

A LA MÊME LIBRAIRIE

Eléments de Botanique, par Ph. Van Tieghem, membre de l'Institut, professeur au Muséum d'histoire naturelle. *Quatrième édition, revue et corrigée*. Paris, 1906. 2 vol. in-18, avec 587 figures dans le texte. Reliés toile anglaise . . . . 12 fr.

Icones ad Floram Europæ novo fundamento instaurandam spectantes, auctoribus Alexi Jordan et Julio Fourreau.

Première partie, par Alexis Jordan et Jules Fourreau.

Tome I. — Comprenant 200 planches (nos 1 à 200), in-4°, gravées sur cuivre avec titre et texte explicatif de 72 pages. Paris, 1866-1868.

Tome II. — Première partie, comprenant 180 planches (nos 201 à 280), in-8, gravées sur cuivre avec titre et texte explicatif de 24 pages. Paris, 1869-1870.

Cette première partie ne se vend pas séparément.

Deuxième partie, par Alexis Jordan (*ouvrage posthume*).

Tome II. — Deuxième partie, comprenant 75 planches (nos 271 à 354), in-4°, gravées sur cuivre, avec texte explicatif de 52 pages. Paris, 1903.

Tome III. — Comprenant 146 planches (nos 355 à 500), in-4°, gravées sur cuivre, avec texte explicatif de 52 p. Paris, 1903.

Cette deuxième partie se vend séparément, avec planches noires . 150 fr.

Avec planches en couleurs. 300 fr.

Prix de l'ouvrage complet (Tomes I, II¹, II², III), avec pl. noires . 375 fr.

Avec planches en couleurs. 750 fr.

Eléments de Paléobotanique, par R. Zeiller, membre de l'Institut, professeur à l'Ecole supérieure des mines. Paris 1900. 1 vol. in-8, avec 210 figures. Cartonné à l'anglaise . . . . . . 20 fr.

Lichenes extra-Europæi *a pluribus collectoribus ad Museum parisiense missi* et ab. A.-M. Hue, elaborati. Paris, 1901. 1 fort vol. in-4°, avec 18 planches hors texte . . . . 50 fr.

Plantæ Davidianæ ex Sinarum imperio, par A. Franchet, attaché à l'herbier du Muséum :

Première partie. — *Plantes de Mongolie, du nord et du centre de la Chine*. Paris, 1885. 1 vol in-4°, avec 27 planches . . . . 50 fr.

Deuxième partie. — *Plantes du Tibet oriental* (*Province de Moupine*). Paris, 1888. 1 vol. in-4°, avec 17 planches . . . . 30 fr.

Illustrationes floræ insularum maris Pacifici, par E. Drake del Castillo, lauréat de l'Académie des sciences. 1 vol. in-4° publié en 7 fascicules comprenant 50 planches . . . . . 84 fr.

Remarques sur la flore de la Polynésie, et sur ses rapports avec celle des terres voisines, par E. Drake del Castillo. Paris, 1890. 1 vol. in-4°, avec 6 planches hors texte. . . . . 12 fr

Flore de la Polynésie française. Description des plantes vasculaires qui croissent spontanément, ou qui sont généralement cultivées aux îles de la Société (Marquises, Pomotou, Gambier et Wallis), par E. Drake del Castillo, lauréat de l'Académie des sciences. Paris, 1893. 1 volume in-8, avec 1 carte . . . . 12 fr.

Compendium floræ atlanticæ seu methodica plantarum omnium in Algeria, Flore des Etats barbaresques : Algérie, Tunisie, Maroc, par E. Cosson, membre de l'Institut :

Tome Ier, première partie : *Historique et Géographie*. Paris, 1881. 1 vol. gr. in-8, avec 2 cartes coloriées. 15 fr.

Tome II. *Supplément à la partie historique et flore des Etats barbaresques. — Renonculacées. — Crucifères*. Paris, 1887. 1 vol. gr. in-8. . . . . . 15 fr.

Illustrationes floræ atlanticæ seu icones plantarum novarum, rariorum vel minus cognitarum in Algeria nec non in regno Tunetano et in imperio Marocano nascentium, par E. Cosson. Atlas de 177 planches dessinées par Cuisin et Riocreux, complet en 7 fascicules. Paris, 1883-97 . . . 175 fr.

Chaque fascicule gr. in-8 . 25 fr.

Répertoire alphabétique des principales localités mentionnées dans le Compendium et le Conspectus floræ Atlanticæ, par E. Cosson. Paris, 1882. 1 vol. gr. in-8 avec 2 cartes botaniques de l'Algérie et des notices sur ces cartes. Cartonné. . . . . 10 fr.

Ecloga plantarum hispanicarum seu icones specierum novarum vel minus cognitarum per Hispanias nuperrime delectarum. *Figures de plantes trouvées en Espagne*, par Aug. de Coincy, membre de la Société botanique de France. Paris 1893-1901. 5 atlas in-4, contenant chacun 10 à 14 planches lithographiées, en carton. Chaque volume. . . . . 15 fr.

Paris. — L. Maretheux, imprimeur, 1, rue Cassette. — 17799.

digestion des premières couches tégumentaires ont lieu selon le mode général.

L'accroissement de la graine se manifeste anatomiquement par une augmentation des dimensions des cellules de l'assise externe, une coloration plus marquée de sa paroi externe et une multiplication active des cellules de la zone externe, surtout dans le plan de symétrie de l'ovule. Cette division est très active, les membranes qui se constituent de la sorte retiennent une grande quantité d'eau et se comportent comme une substance mucilagineuse. En effet, dans les coupes traitées par les déshydratants, l'alcool absolu par exemple, cette région de multiplication cellulaire se contracte entièrement et ne permet plus de distinguer aucun détail cellulaire ; au contraire, dans les coupes traitées par l'eau après conservation dans l'alcool faible, les membranes des cellules de cette région se gonflent, de la même manière que les cellules épidermiques de la graine de lin. A l'intérieur de ces cellules se trouvent déjà de nombreux grains d'amidon très petits. Les membranes des cellules de l'assise épidermique se comportent comme celles des cellules de la zone externe.

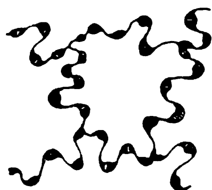


Fig. 24. — *Lycopersicum esculentum* Mill. — Coupe à mi-hauteur d'une cellule de l'assise externe montrant la disposition des épaississements sur les parois latérales. Gr. : 300.

Elles prennent bientôt des ornements en bandes longitudinales parallèles et, peu après, des épaississements lignifiés se déposent sur les parois internes et à la base des parois latérales. Sur ces dernières, la limite atteinte par ces épaississements est irrégulière ; ils atteignent une plus grande hauteur en certains points et simulent ainsi des cônes aigus, au sommet desquels s'insèrent les bandes radiales exclusivement cellulosiques. Pendant l'accroissement des cellules de l'assise externe, les parois latérales deviennent beaucoup plus sinueuses à la base qu'au sommet, il en résulte qu'une coupe transversale intéressant une

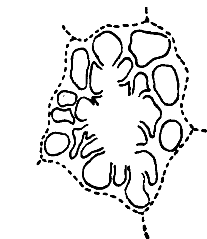


Fig. 25. — *Lycopersicum esculentum* Mill. — Paroi externe d'une cellule de l'assise épidermique, vue de face, montrant les terminaisons des épaississements latéraux. Gr. : 300.

partie convexe de ces cellules, se présente sous la forme d'un triangle appuyé par la base contre la paroi interne (fig. 23, II).

Dans une graine imparfaitement mûre, encore renfermée dans le fruit, on peut étudier de près la structure des épaississements cellulosiques des parois latérales et externes. Une coupe

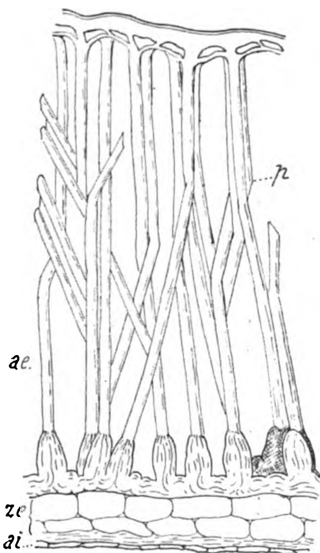


Fig. 26. — *Lycopersicum esculentum* Mill. — Coupe transversale du tégument dans une graine voisine de la maturité. *ai*, assise interne; *ae*, assise externe; *ze*, zone externe; *p*, bandes longitudinales d'épaississements. Gr. : 300.

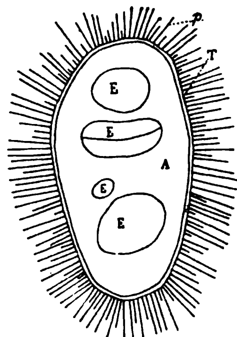


Fig. 27. — *Lycopersicum esculentum* Mill. — Coupe transversale schématique de la graine montrant la disposition des poils (*p*). E, embryon; A, albumen ; T, tégument. Gr. : 15.

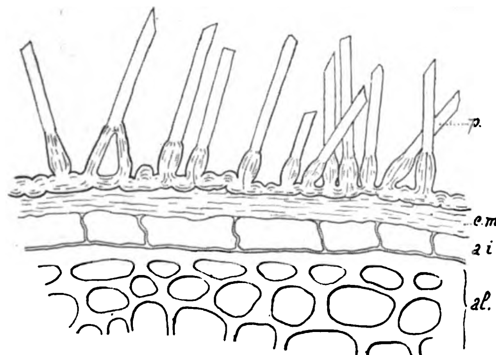


Fig. 28. — *Lycopersicum esculentum* Mill. — Coupe transversale du tégument adulte. *ai*, assise digestive ; *cm*, couche membraniforme ; *p*, poils ; *al*, albumen. Gr. : 300.

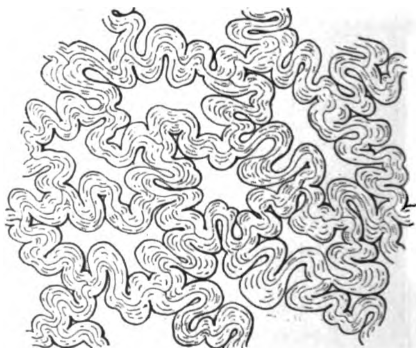


Fig. 29. — *Lycopersicum esculentum* Mill. — Cellules de l'assise externe du tégument adulte, vues en coupe tangentielle. Gr. : 300.

tangentielle passant à mi-hauteur des cellules épidermiques (fig. 24) montre que les bandes longitudinales sont localisées au sommet des angles décrits par les sinuosités. Sur la paroi externe, ces bandes se continuent en décrivant un réseau large et irrégu-

lier dont les mailles disparaissent insensiblement à mesure qu'on approche du centre de la paroi (fig. 25). La figure 26 représente la coupe transversale du tégument d'une graine analogue.

Pendant les derniers stades de la maturation, cet aspect est profondément modifié; toutes les parties des parois latérales restées minces entre les bandes longitudinales se gélifient; les parois externes disparaissent aussi; les bandes se trouvent ainsi isolées les unes des autres et constituent ces poils longs et serrés qui revêtent les graines de tomate dans les droguiers (fig. 27). La base de ces poils est renflée et, par le vert d'iode, est colorée en bleu comme la paroi interne (fig. 28). Dans les coupes tangentielles (fig. 29) les épaississements sont bizarrement sinueux, irréguliers, plus puissants au sommet des convexités, c'est-à-dire, aux points qui correspondent à l'insertion des poils.

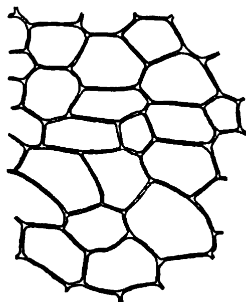


Fig. 30. — *Lycopersicum esculentum* Mill. — Assise digestive adulte en coupe tangentielle. Gr. : 300.

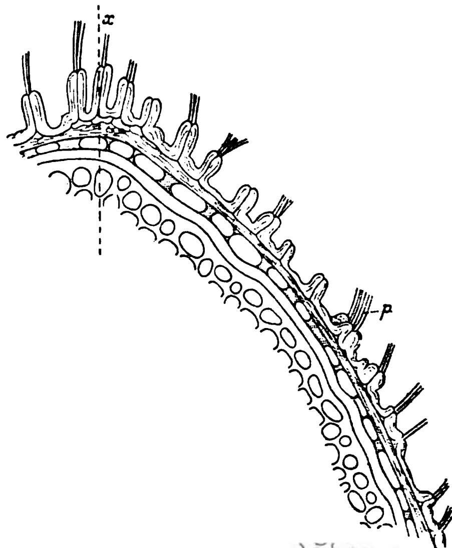
Outre ces vestiges de l'assise externe, le tégument séminal adulte comprend, à l'intérieur, la couche membraniforme brune donnant sa couleur à la graine, et l'assise interne, dont les éléments, se colorant en bleu par la double coloration, sont rectangulaires en coupe transversale, polyédriques, avec parois légèrement courbes, en coupe tangentielle (fig. 30).

Le développement et la structure définitive du tégument séminal du **Lycopersicum cerasiforme** Dun. et du **Lycopersicum racemigerum** Lange sont en tous points semblables à ceux de l'espèce précédente. Les graines sont cependant deux fois plus petites et les poils extérieurs moins longs d'environ un tiers.

Cyphomandra betacea Sendt. — La plupart des observations que nous avons faites au sujet du tégument du *Lycopersicum esculentum* Mill. s'appliquent au *Cyphomandra betacea* Sendt. Au début, la zone externe et l'assise externe tardent à se différencier; la graine grossit ensuite très rapidement à leurs dépens et au moment où les bandes longitudinales vont apparaître sur

les parois latérales, on est frappé des dimensions considérables des noyaux dans ces deux régions (fig. 31).

Le tégument adulte diffère de celui de l'espèce précédente par les poils, l'aspect des cellules des deux assises externe et interne et la présence d'un appendice aliforme qui, partant du hile, parcourt les bords de la graine sur toute la distance correspondant au raphé.



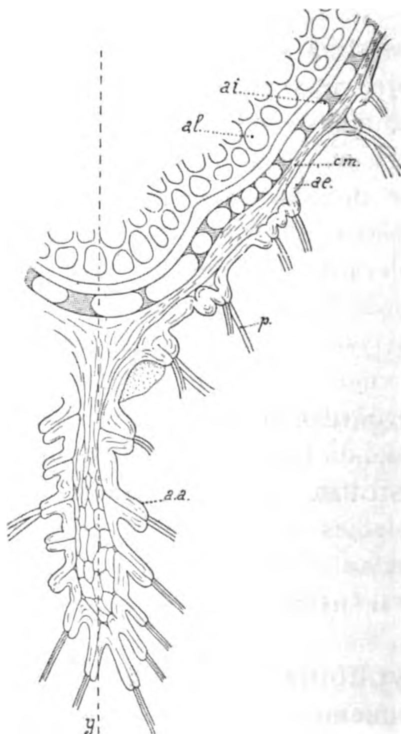


Fig. 32. — *Cyphomandra betacea* Sendt. — Coupe transversale du tégument adulte, intéressant les deux bords opposés de la graine. *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *p*, poils; *aa*, appendice aliforme du raphé; *al*, albumen: *xy*, plan de symétrie de la graine. Gr. : 100.

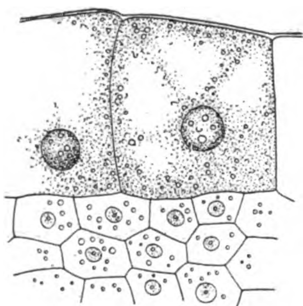


Fig. 31. — *Cyphomandra betacea* Sendt. — Assise externe dans un stade jeune. Gr. : 300.

Les bandes latérales se groupent par 2-3 ou 4 ; leur base est enfoncée dans les tumuli formés par les épaississements de la base des parois latérales ; la gélification isole d'abord ces groupes, puis les différentes bandes d'un même groupe et les poils qui en résultent unis par leur partie infé-

rieure, semblent se détacher de la paroi à la façon des barbes d'un pinceau (fig. 32).

Les cellules de l'assise externe vues de face se présentent sous deux aspects selon qu'on les considère sur les bords ou sur le milieu des faces (fig. 33) ; leur particularité réside surtout dans les ornements que tracent les insertions des bandes latérales. L'assise digestive est formée de très grandes cellules qui s'épaississent considérablement dans les

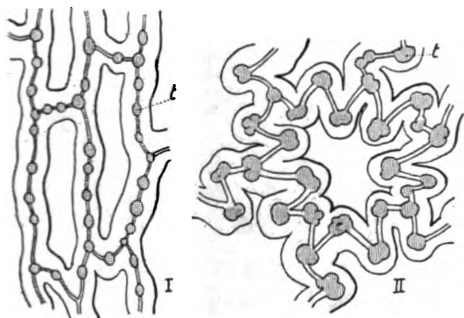


Fig. 33. — *Cyphomandra betacea* Sendt. — Cellules de l'assise externe vues de face. I, cellule des bords : II, cellule du milieu des faces ; *t*, traces d'insertion des poils. Gr. : 200.

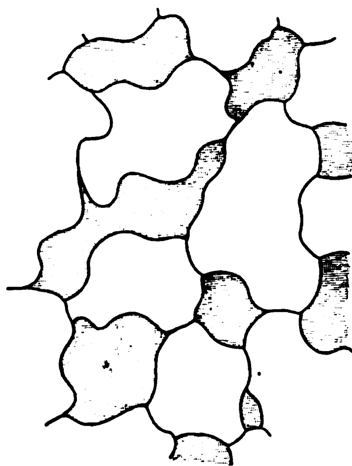


Fig. 34. — *Cyphomandra betacea* Sendt. — Assise digestive adulte en coupe tangentielle. Gr. : 300.

angles, comme le montre la coupe tangentielle (fig. 34) ; dans la coupe transversale leur lumen est, de ce fait, très arrondi.

Physalis Alkekengi, L. — Dans l'ovule, on ne remarque pas encore de différenciation. Après la formation des premières cellules d'albumen, on peut seulement distinguer les deux zones de la partie moyenne. La cavité chalazienne est à peu près sphérique ; l'assise digestive ne prend aucun caractère particulier ; la partie moyenne, durant tout le cours du développement, ne donne lieu à aucune observation intéressante.

L'assise externe, de bonne heure sinueuse, accroît ses éléments régulièrement ; toutes ses cellules sont à peu près semblables, leur section à peu près carrée.

Les premiers épaississements apparaissent sur les parois latérales et internes ; les coupes faites à ce stade, montrent à la base des cellules ces sections triangulaires, décrites au sujet du

Lycopersicum esculentum Mill., indices fort nets de l'exagération des sinuosités vers le bas. Les épaississements s'étendent très haut sur les parois latérales, ne laissant qu'une étendue très restreinte non épaissie. A ces premières couches s'en ajoutent de nouvelles, de nature différente, qui comblent les irrégularités des premières ; en double coloration, celles-ci sont vertes, les dernières franchement bleues, puis violacées, et enfin peuvent présenter un mince liséré rouge, cellulosique, bordant le lumen. La partie des parois latérales non épaissie est cellulosique ; la paroi externe également, sauf, à l'extérieur, une étroite bande cuticulaire.

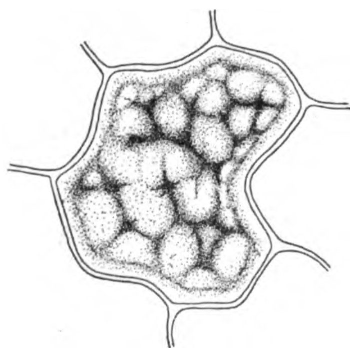


Fig. 35. — *Physalis pubescens* L. — Aspect d'une cellule de l'assise externe à son sommet. Gr. : 210.



Fig. 36. — *Physalis pubescens* L. — Aspect d'une cellule de l'assise externe à la base. *p*, ponctuation. Gr. : 210.

L'aspect des cellules épidermiques de face offre une physionomie bien différente selon la hauteur du plan que l'on considère. Au sommet (fig. 35), elles sont peu sinueuses, et leurs épaississements réguliers ; à un plan plus profond, les parois, d'épaisseur régulière, décrivent des contours prononcés ; à un plan qui correspond à la base de la cellule, nous distinguons seulement de petites ponctuations arrondies noyées dans la masse compacte de la paroi épaissie. On peut, en faisant varier la vis micrométrique, suivre la forme de ces ponctuations ; les épaississements s'élargissent vers le bas, se divisent en lobes ou bourgeons qui se soudent deux à deux, soit avec leurs voisins, soit avec ceux qui leur font face ; par leur soudure ils circonscrivent ainsi de petits espaces arrondis qui ne sont autre chose que les ponctuations (fig. 36).

Outre l'assise externe, le tégument adulte comprend une

couche membraniforme serrée, et l'assise digestive (fig. 37). Les éléments de celle-ci sont petits, presque cubiques, très peu épaissis et, vus de face, très peu irréguliers (fig. 38).

Nous avons étudié le développement et la structure du tégu-

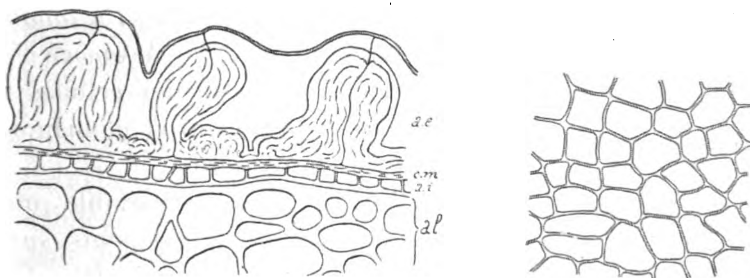


Fig. 37. — *Physalis Alkekengi* L. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *ai*, assise interne; *al*, albumen. Gr. : 200.

Fig. 38. — *Physalis Alkekeng* L. — Assise digestive en coupe tangentielle. Gr. : 300.

ment séminal dans dix autres espèces de *Physalis* : **Ph. æquata** Jacq., **Ph. angulata** L., **Ph. chenopodifolium** Lam., **Ph. Francheti** Mast., **Ph. lanceifolia** Nees., **Ph. minima** L., **Ph. nodosa** Lam., **Ph. peruviana** L., **Ph. philadelphica** Lam., **Ph. pubescens** L. Les différences que nous avons remarquées n'intéressent que l'assise externe, et encore sont-elles d'une importance relative. Elles ont trait :

1° A la dimension des cellules vues en coupe tangentielle et toujours considérées sur le milieu des faces de la graine. Ainsi, ces cellules sont grandes dans le *Physalis Francheti* Mast., le

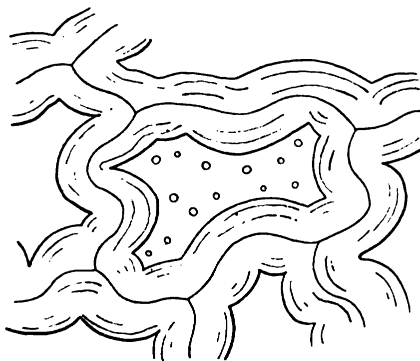


Fig. 39. — *Physalis Alkekengi* L. — Cellule de l'assise externe en coupe tangentielle. Gr. : 170.

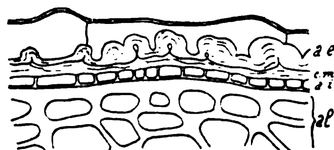


Fig. 40. — *Physalis philadelphica* Lamk. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme ; *ai*, assise interne; *al*, albumen. Gr.: 260.

Ph. Alkekengi L. (fig. 39); presque quatre fois plus petites dans le *Ph. æquata* Jacq., le *Ph. angulata* L., et le *Ph. philadelphica*

Lam. (fig. 16); de dimensions intermédiaires dans le *Ph. pubescens* L. (fig. 35), le *Ph. peruviana* L., le *Ph. minima* L., le *Ph. nodosa* Lam., le *Ph. lanceifolia* Nees. et le *Ph. chenopodifolium* Lam.

2° A la hauteur variable des parois latérales. Les *Ph. angulata* L., *Ph. nodosa* Lam., *Ph. lanceifolia* Nees., *Ph. chenopodifolium* Lam., *Ph. philadelphica* Lam. (fig. 40), ont des cellules très surbaissées; cet aspect change d'ordinaire sur les bords.

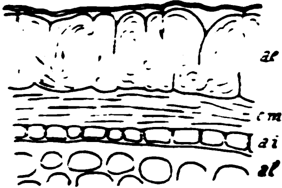


Fig. 41. — *Physalis Francheti* Mast. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *ai*, assise interne; *al*, albumen. Gr. : 200.

3° A la hauteur variable qu'atteignent les épaississements sur les parois latérales. Dans le *Ph. Francheti* Mast., ils atteignent presque le sommet (fig. 41); dans les autres espèces, une partie de la paroi latérale, toujours moins grande que la partie épaissie, reste mince et cellulosique.

4° A la forme des ponctuations. A ce sujet, le *Ph. chenopodifolium* Lam., peut être nettement séparé des autres espèces, par l'aspect linéaire ou courbé en virgule de la plupart de ses ponctuations, groupées en outre parallèlement ou en rayonnant autour d'un centre commun (fig. 42). De même le reticulum que l'on aperçoit à la surface des épaississements dans le *Ph. æquata* Jacq., mérite une mention spéciale (fig. 43).



Fig. 42. — *Physalis chenopodifolium* Lam. — Aspect des cellules de l'assise externe, vues par la base. Gr. : 210.

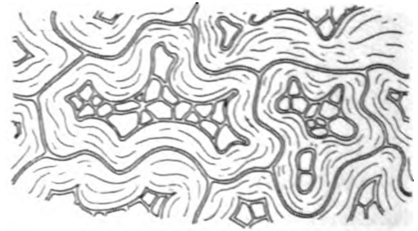


Fig. 43. — *Physalis æquata* Jacq. — Réseau à la surface des épaississements de la paroi externe de l'assise épidermique. Gr. : 210.

Withania somnifera Dun. — Le tégument séminal de cette espèce partage tous les caractères généraux du tégument des *Physalis*. Les cellules de l'assise externe sont assez grandes, les ponctuations engendrées par les épaississements sont irrégulières, plutôt arrondies. Les parois latérales sont hautes, la partie mince presque nulle et le lumen très réduit.

Saracha Jaltomata Schlecht. — Dans le stade le plus jeune l'assise externe se fait remarquer par les grandes dimensions de ses cellules et surtout par la grosseur de ses noyaux (fig. 44). Cette circonstance rappelle le cas du *Cyphomandra*

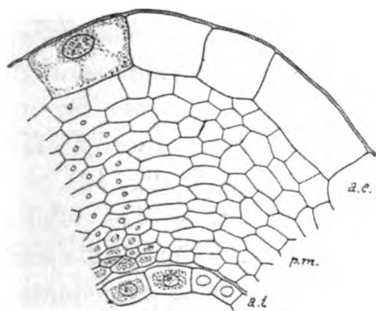


Fig. 44. — *Saracha Jaltomata* Schlecht. — Premiers stades du développement du tégument séminal. *ae*, assise externe; *pm*, partie moyenne; *ai*, assise interne. Gr. : 300.

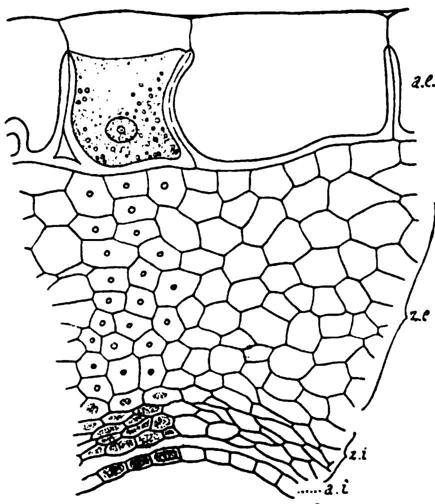


Fig. 45. — *Saracha Jaltomata* Schlecht. — Apparition des épaississements de l'assise externe. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *ze*, zone externe; *zi*, zone interne. Gr. : 170.

betacea Sendt.; cependant, ici, les noyaux de la zone externe conservent la taille qu'on est habitué à leur voir. Comme dans le *Cyphomandra*, ces dimensions démesurées des noyaux font présumer de la taille considérable que posséderont les cellules de l'assise externe, dans le tégument adulte (fig. 46).

A part cette particularité, la structure peut être comparée à celle du tégument des *Physalis*. Les épaississements intéressent la paroi interne et les trois quarts inférieurs des parois latérales (fig. 45); ils subissent moins de déformations : cela tient sans doute à la grande surface de la paroi interne des cellules.

Les ponctuations qui naissent par anastomose des lobes latéraux d'épaississement, sont plus rares et moins accentuées (fig. 47).

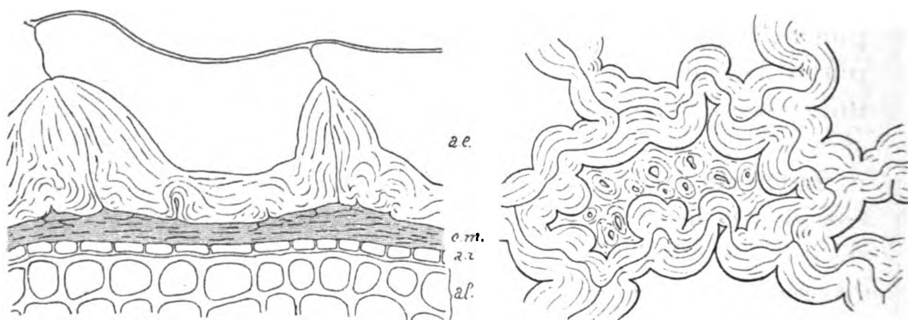


Fig. 46. — *Saracha Jaltomata* Schlecht. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe ; *cm*, couche membraniforme ; *ai*, assise interne ; *al*, albumen. Gr. : 200.

Fig. 47. — *Saracha Jaltomata* Schlecht. — Cellule de l'assise externe en coupe tangentielle. Gr. : 170.

Les cellules de l'assise interne, en coupe transversale, sont plus aplaties ; en coupe tangentielle, leurs dimensions seraient plus grandes, mais leur forme polygonale, à parois légèrement recourbées, rappelle tout à fait l'assise digestive des *Physalis* (fig. 48).

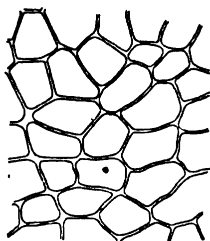


Fig. 48. — *Saracha Jaltomata* Schlecht. — Assise digestive de face. Gr. : 300.

Saracha viscosa Link. — Les cellules de l'assise externe du tégument adulte sont plus grandes que dans l'espèce précédente ; au contraire, les cellules de l'assise interne sont plus petites et à parois plus grêles.

Saracha stapelioides Decne. — La forme très surbaissée des cellules de l'assise externe, la puissance des épaississements sur la paroi interne, le lumen très réduit, sont autant de caractères qui séparent cette espèce des deux précédentes (fig. 19). La forme et les dimensions de l'assise digestive rappellent celles du *Saracha Jaltomata* Schlecht.

Capsicum annuum L. — L'ovule est gros, la chambre chalazienne assez profonde. La différenciation des deux zones de la partie moyenne n'est bien perceptible que lorsque l'assise interne est déjà individualisée et a commencé à fonctionner comme assise digestive (fig. 49) ; l'accroissement se fait surtout

dans le plan de symétrie, ce qui contribue à donner à la jeune graine l'aspect discoïde qu'elle conservera.

Les cellules de l'assise externe, jusqu'à ce moment semblables aux cellules sous-jacentes, se différencient ; elles restent très surbaissées sur les faces, elles s'allongent au contraire radialement sur les bords. C'est sur les plus hautes de ces cellules du bord que les épaississements commencent à se manifester, intéressant les parois internes et les parois latérales

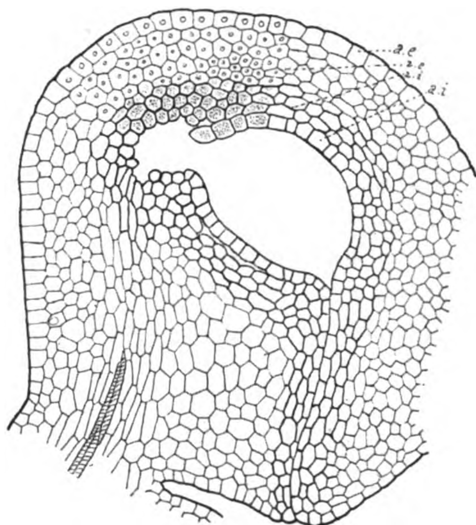


Fig. 49. — *Capsicum annuum* L. — Premières différenciations du tégument ovulaire. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *ze*, zone externe ; *zi*, zone interne. Gr. : 200.

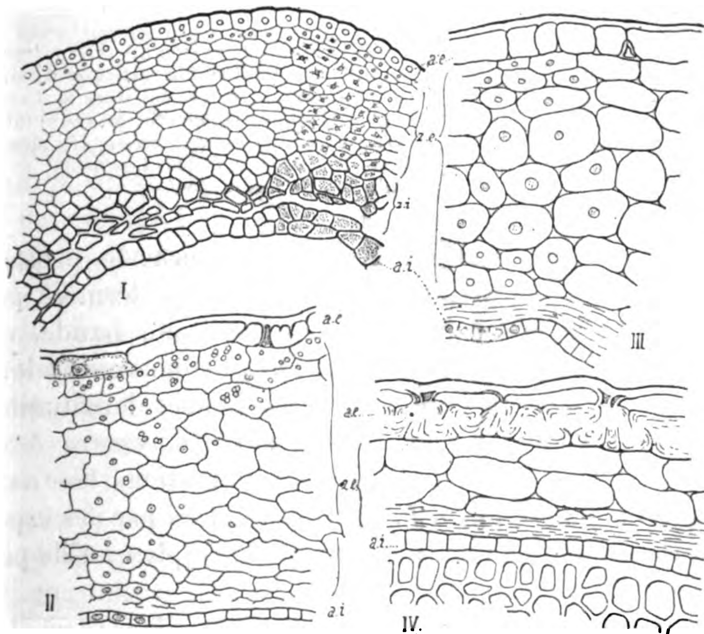


Fig. 50. — *Capsicum annuum* L. — Quatre stades successifs (I, II, III et IV) du développement du tégument séminal. *ae*, assise externe ; *ai*, assise digestive ; *ze*, zone externe ; *zi*, zone interne. Gr. : 170.

dans presque toute leur hauteur. Sur une zone circulaire, située au milieu des faces et d'un diamètre à peu près égal au quart du diamètre total de la graine, les parois restent minces jusqu'à un stade très voisin de la maturité. Ils n'apparaissent dans cette région que lorsque la zone externe, réduite à 7 ou 8 assises (fig. 50, III), arrondit ses cellules et laisse entre elles de nombreux méats. Ils se déposent d'abord dans les angles formés par les parois latérales et internes, puis, augmentant progressivement de puissance, arrivent à réduire considérablement le lumen cellulaire (fig. 50, IV).

Qu'on les considère sur les bords ou sur le milieu des faces,

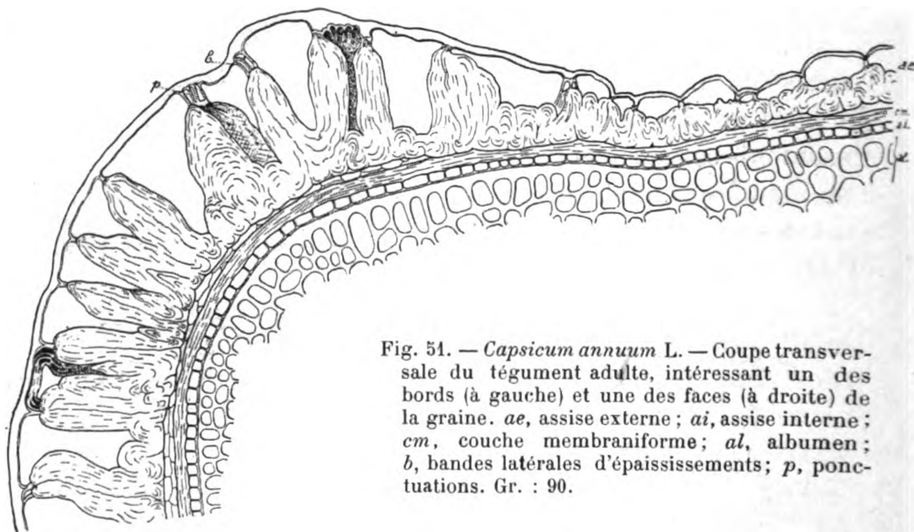


Fig. 51. — *Capsicum annuum* L. — Coupe transversale du tégument adulte, intéressant un des bords (à gauche) et une des faces (à droite) de la graine. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen ; *b*, bandes latérales d'épaississements ; *p*, ponctuations. Gr. : 90.

ces épaississements émettent vers la paroi externe des prolongements irréguliers (fig. 51, *b*) qui atteignent cette dernière paroi et s'y continuent intérieurement en une étroite bande, verte dans la double coloration. Il est facile de voir dans ces prolongements des productions homologues des bandes longitudinales rencontrées dans les *Lycopersicum* et le *Cyphomandra betacea* Sendt. ; ils diffèrent seulement par leurs dimensions, leur nature chimique et leur irrégularité. Ils sont séparés par des espaces ovalaires qui prennent parfois l'aspect de cryptes ou de ponctuations (fig. 51, *p*.).

La paroi externe a été souvent étudiée ; HANAUSEK (1) et

(1) HANAUSEK, *loc. cit.*

surtout Hartwich (1) ont établi sa véritable structure; la méthode de la double coloration m'a permis de la confirmer.

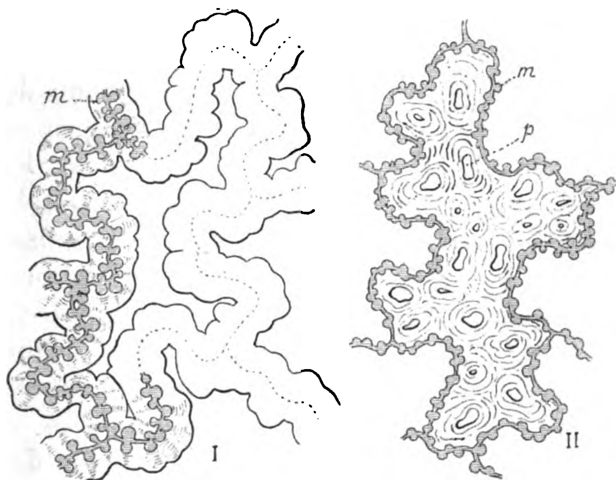


Fig. 52. — *Capsicum annuum* L. — Cellules de l'assise externe vues de face. I, sur les bords; II, sur le milieu des faces; *p*, ponctuation; *m*, marque d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

En résumé, cette paroi comprend à l'extérieur une mince cuticule; à l'intérieur, du côté du lumen, un mince liséré lignifié déjà mentionné comme continuant les bandes latérales d'épaississements; et, au centre, une couche épaisse d'une cellulose particulière, appelée amyloïde.

Sous l'assise externe, on rencontre la couche membraniforme, puis l'assise digestive lignifiée formée de cellules rectangulaires.

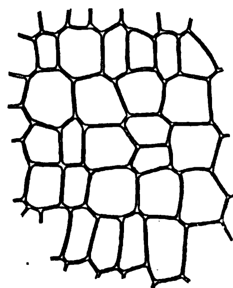


Fig. 53. — *Capsicum annuum* L. — Assise digestive en coupe tangentielle. Gr. : 300.

Dans les coupes tangentielles, les cellules de l'assise externe présentent deux aspects bien nets, selon que l'on s'adresse aux cellules du milieu des faces ou à celles voisines des bords de la graine (fig. 52). Dans le premier cas, les épaississements des parois latérales et internes forment une couche continue et compacte au sein de laquelle on n'aperçoit que les ponctuations engendrées par le processus déjà expliqué au sujet des *Physalis*; sur le parcours des parois

(1) Hartwich Carl, *loc. cit.*

latérales, on rencontre les traces d'insertion des pointes que les épaississements envoient vers la paroi externe. Dans le deuxième cas, les cellules étant profondes, la projection des épaississements des parois latérales circonscrit un lumen assez volumineux; les traces d'insertion des pointes verticales sont plus grosses et se présentent sous la forme d'une tête arrondie portée sur un étranglement simulant un pédicule. Dans les mêmes coupes tangentielles, l'assise digestive se présente formée de cellules polygonales, la plupart rectangulaires, à parois généralement rectilignes (fig. 53).

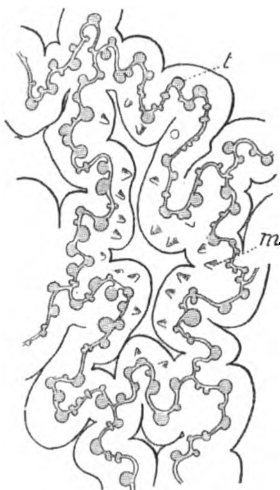


Fig. 54. — *Capsicum frutescens* L. — Cellule de l'assise externe vue de face. *t*, trace d'insertion des bandes latérales d'épaississements ; *m*, ornements en mamelon. Gr. : 200.

Les téguments séminaux du **Capsicum frutescens** L. et du **C. bicolor** Jacq., que nous n'avons pu étudier qu'à l'état adulte, présentent avec le précédent les plus étroites analogies. Nous avons pu cependant remarquer chez ces deux espèces la présence d'ornements en forme de mamelons à la surface des épaississements latéraux et internes des cellules de l'assise épidermique (fig. 54). Ces ornements en relief se compliquent chez le *Capsicum bicolor* Jacq. de petites ponctuations, situées au sommet des parois latérales, à la base des prolongements qui vont vers la paroi externe. Elles résultent de la soudure partielle de ces mêmes prolongements dans le voisinage de leur base (fig. 55).

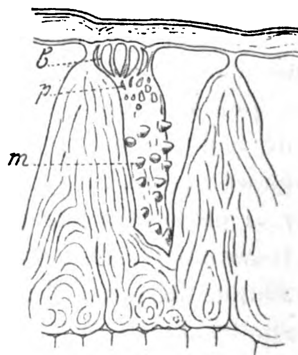


Fig. 55. — *Capsicum bicolor* Jacq. — Coupe transversale de l'assise externe au niveau des bords de la graine. *b*, bandes latérales d'épaississements ; *m*, ornement et mamelon ; *p*, ponctuations. Gr. : 200.

Acnistus arborescens Schlecht. — Le tégument séminal adulte présente encore trois parties : l'assise digestive dont les

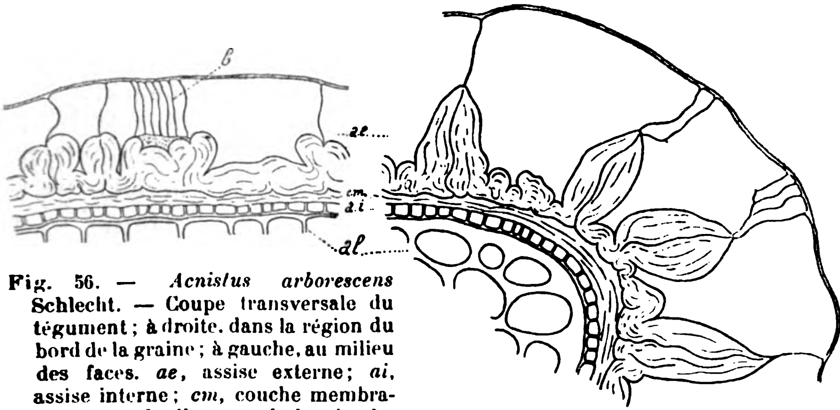


Fig. 56. — *Acnistus arborescens* Schlecht. — Coupe transversale du tégument ; à droite. dans la région du bord de la graine ; à gauche, au milieu des faces. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme : *al*, albumen ; *b*, bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

caractères de face et de profil rappellent la même assise chez les *Physalis*, à part cependant les dimensions qui seraient plus petites ; la couche membraniforme et l'assise externe. Celle-ci, épaissie d'après le plan général, offre les particularités suivantes : la portion de la paroi latérale restée mince est toujours plus grande que la partie épaissie, elle est en outre ornée de fines bandes cellulosiques, verticales et parallèles allant jusqu'à la paroi externe (fig. 56) ; sur les bords de la graine, les épaississements se terminent en pointe aiguë ; sur le milieu des faces, au contraire, leur sommet subit une dépression au centre ed laquelle s'insère la paroi latérale ; vues de face et au niveau le plus voisin de la paroi externe les cellules sont peu sinueuses, sur les bords leurs parois sont même rectilignes, à leur base les sinuosités s'accentuent et des ponctuations se forment sur les parois internes comme dans les *Physalis* (fig. 57).

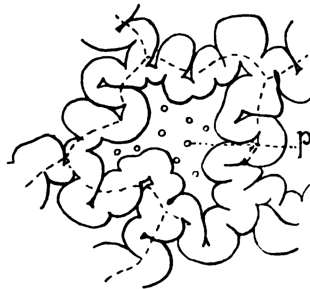


Fig. 57. — *Acnistus arborescens* Schlecht. — Cellule de l'assise externe de face. Le pointillé indique la trace des parties non épaissies des parois latérales. Gr. : 200.

Nicandra physaloides Desf. — Dans l'ovule, avant la

fécondation, les assises externe et interne du tégument se distinguent par leurs plus grandes dimensions et par la disposition radiale de leurs éléments (fig. 4). Les deux zones sont aussi très nettes dans la partie moyenne. Plus tard, il se creuse une cavité chalazienne globuleuse et peu profonde.

L'assise externe continue à grandir, ses cellules deviennent très sinueuses et leur paroi externe s'adjoint de nouvelles couches cellulosiques dans l'épaisseur desquelles la coupe transversale permet de voir de petites cavités comparables à celles que nous retrouverons, au même stade, dans les *Datura* (fig. 58).

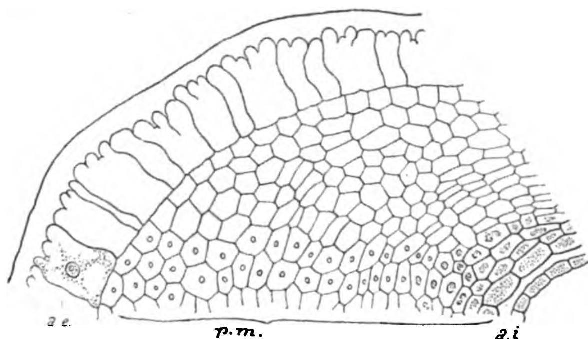


Fig. 58. — *Nicandra physaloides* Desf. — Aspect de l'assise externe (*ae*) dans les stades jeunes. *ai*, assise interne; *pm*, partie moyenne. Gr. : 210.

Au moment où les épaississements commencent à apparaître

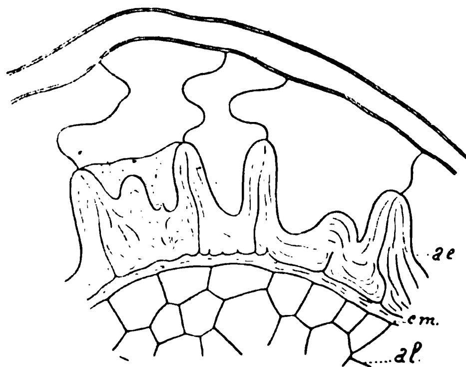


Fig. 59. — *Nicandra physaloides* Desf. — Coupe transversale du tégument de la graine. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme : *al*, albumen. Gr. : 170.

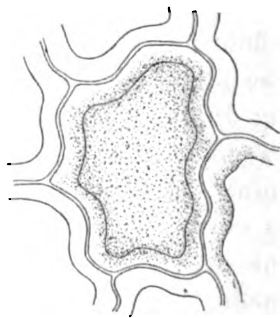


Fig. 60. — *Nicandra physaloides* Desf. — Cellule de l'assise externe de face. Gr. : 170.

sur les parois internes et latérales, la paroi externe montre deux zones colorées, par le carmin aluné, avec une intensité inégale : une étroite bande rouge foncé à l'intérieur, une large bande plus pâle à l'extérieur.

A un stade très avancé, représenté par l'aspect de la zone externe de la partie moyenne, réduite à 2 ou 3 rangées de cellules arrondies avec méats, on retrouve encore l'assise digestive. Elle disparaît ensuite rapidement, digérée à son tour par la première assise de l'albumen.

Le tégument adulte n'est pour ainsi dire constitué que par l'assise externe; la couche membraniforme n'est représentée que par quelques rares vestiges cellulaires, sans compacité, se dissociant très rapidement par un court séjour dans l'hypochlorite de soude.

Les cellules de l'assise externe sont hautes, épaissies fortement sur leurs parois internes et environ sur la moitié inférieure des parois latérales. La moitié supérieure est mince, mais se colore néanmoins en bleu par double coloration. La paroi externe est très épaisse : à l'extérieur elle présente une cuticule, à l'intérieur un mince liséré, bleu comme la partie supérieure des parois latérales, et au milieu une large bande de nature cellulosique (fig. 59). De face, ces cellules sont très peu sinueuses, leur lumen est énorme; vers la base, les épaississements se divisent et engendrent des ponctuations, mais le phénomène est moins accentué que dans les *Physalis* (fig. 60).

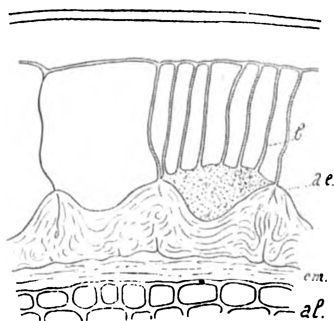


Fig. 61. — *Dictyocalyx quadrivalvis* Hook. — Coupe transversale du tégument de la graine. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen; *b*, bandes latérales d'épaississements. Gr. : 170.

Dictyocalyx (1) (*Cacabus* Bernh.) **quadrivalvis** Hook. (Syn. : *Nicotiana quadrivalvis* Pursh.). — Je n'ai observé que le tégument adulte de cette espèce (fig. 61). Anatomiquement, il est réduit à l'assise externe et à quelques cellules écrasées qui ne peuvent se constituer en couche

(1) On ne trouve pas, dans Bentham et Hooker, le nom générique de *Dictyocalyx*, mais celui de *Cacabus*. Pour Engler et Prantl (*Nat. Pflanzen.*, Leipzig, 1895), ils sont synonymes.

membraniforme. Les cellules de l'assise externe rappellent celles du *Nicandra physaloides* Desf. par leur forme générale, la structure des épaississements sur les parois internes et latérales, le processus par lequel ils engendrent des ponctuations sur la paroi interne, et enfin par l'épaisseur et la différenciation des couches dans la paroi externe. Cependant, elles en diffèrent par la présence de bandes longitudinales sur la partie supérieure des parois latérales, bandes se colorant en bleu pâle par la double coloration. La figure 62 montre le mode d'insertion de ces bandes latérales à la partie supérieure des épaississements.



Fig. 62. — *Dictyocalyx quadrivalvis* Hook. — Cellule de l'assise externe vue de face : à gauche, sommet de la cellule ; à droite, la base. *l*, traces d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 170.

Salpichroa rhomboidea Miers. — Toutes les cellules du tégument ovulaire sont à peu près égales dans leurs dimensions. Un peu après la fécondation, on peut distinguer un entonnoir chalazien profond et les deux zones de la partie moyenne ; la zone interne ne semble bien différenciée qu'au voisinage de la chalaze.

La digestion de cette partie du tégument par l'assise interne est irrégulière ; toutes les cellules qui la constituent se désagrègent simultanément, des lacunes se forment et les parois disparaissent ensuite dans une masse de substance nutritive formée de granulations colorables par l'iode, les unes en jaune, les autres plus nombreuses en bleu violacé (fig. 63). A la disparition de cette zone correspond l'apparition des épaississements dans l'assise externe, sous forme de bandes longitudinales, d'abord très fines, puis plus larges et plus épaisses ;

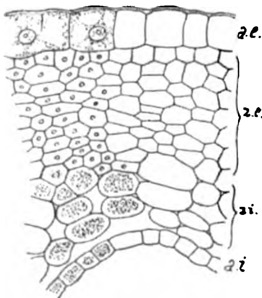


Fig. 63. — *Salpichroa rhomboidea* Miers. — Digestion de la zone interne. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *ze*, zone externe ; *zi*, zone interne. Gr. : 210.

plus tard, les cellules ayant accru leur hauteur, les épaississements lignifiés se déposent sur les parois internes intéressant très peu la base des parois latérales (fig. 64). Comme cela a lieu dans les *Lycopersicum*, les bandes longitudinales cellulosiques sont isolées, dans la suite, par gélification et forment des poils à la surface des graines adultes. L'insertion de ces poils est très visible dans les coupes tangentielles, leur section est lenticulaire, allongée et exactement symétrique sur la paroi latérale (fig. 65, *t*). Ces mêmes figures montrent les différences que présentent les cellules des faces et celles des bords de la graine; celles-ci sont épaissies et à lumen très réduit.

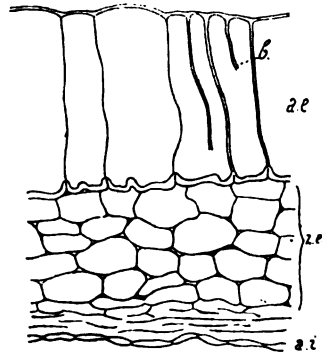


Fig. 64. — *Salpichroa rhomboidea* Miers. — Premiers épaississements de l'assise externe. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *ze*, zone externe; *b*, bandes latérales d'épaississements. Gr.: 200.

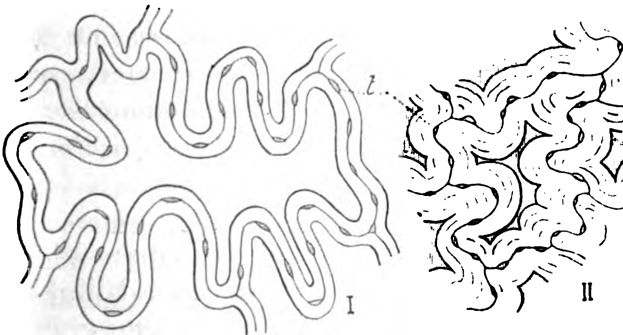


Fig. 65. — *Salpichroa rhomboidea* Miers. — Cellules de l'assise externe vues de face: I, sur le milieu des faces de la graine; II, sur les bords. *t*, marques d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 170.

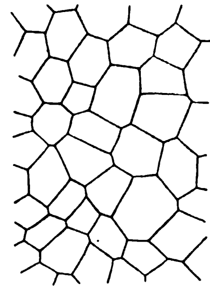


Fig. 66. — *Salpichroa rhomboidea* Miers. — Assise digestive de face. Gr. : 300.

A l'intérieur de la couche membraniforme subsiste l'assise digestive; ses éléments, en coupe transversale, sont rectangulaires, aplatis, et, en coupe tangentielle, polygonaux, à parois minces, presque droites, vertes dans la double coloration (fig. 15 et 66).

CHAPITRE IV

Genre **SOLANUM**

Nous consacrons un chapitre spécial à l'étude du genre *Solanum*, un peu à cause de la liste assez longue des espèces que nous avons étudiées, mais surtout à cause de la structure très variée du tégument séminal, qui nous présente des différences assurément plus importantes, que celles que nous avons signalées entre les genres, déjà examinés, de la même tribu. Pour des raisons analogues, nous avons groupé les espèces d'après certains caractères communs très saillants. Nous avons ainsi établi cinq groupes assez homogènes, que nous décrirons successivement, en signalant à mesure les observations intéressantes, auxquelles ont donné lieu les espèces qui s'y rattachent.

Seule, la structure définitive du tégument séminal a fait, de notre part, l'objet de remarques importantes. Le développement s'écarte peu de celui du type général; l'assise interne, dès les stades les plus jeunes, se fait remarquer par les dimensions de ses cellules et persiste toujours à maturité ; l'assise externe au contraire ne se différencie que fort tard et ne commence à prendre des ornements qu'à la fin des phénomènes d'accroissement.

I. Les espèces du premier groupe doivent être rapprochées du *Lycopersicum esculentum* Mill. Le tégument offre en effet les plus grandes analogies avec celui de cette dernière espèce. Aux dépens de l'assise externe, et par le même processus, se sont formés des poils cellulosiques qui rendent tomenteuse la surface de la graine. L'assise digestive est formée de grandes cellules aplaties, rectangulaires en coupe tangentielle, irrégulièrement polyédriques de face; leurs parois très peu épaissies se colorent néanmoins en bleu par double coloration (fig. 67).

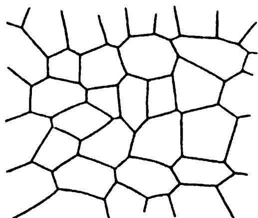


Fig. 67. — *Solanum Tomatillo* Phil. — Assise digestive en coupe tangentielle. G : 300.

Entre les deux assises, la couche membraniforme est peu compacte et ne renferme pas d'oxalate de chaux.

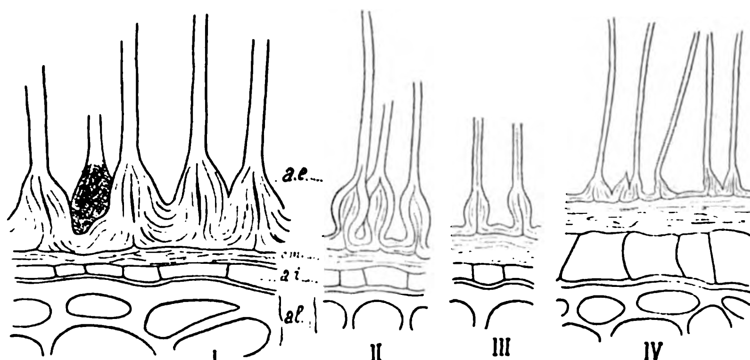


Fig. 68. — I, *Solanum Tomatillo* Phil. ; II, *S. racemiflorum* Dun. ; III, *S. frutescens* A. Br. ; IV, *S. viride* R. Br. Coupe transversale du tégument séminal. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen. Gr. : 200.

Dans le tégument du **Solanum Tomatillo** Phil., la base des poils est entièrement lignifiée, ainsi qu'une épaisseur relativement faible de la paroi interne (fig. 68, I). Les deux coupes tangentielles, passant l'une (fig. 69) à la base, l'autre au sommet (fig. 70) des épaississements lignifiés des parois latérales, montrent le mode d'insertion des poils. Il est tout à fait semblable à celui des *Lycopersicum* ; les cellules sont cependant plus petites, et le lumen est presque nul.

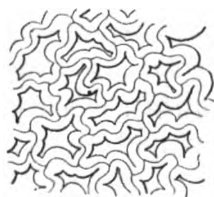


Fig. 69. — *Solanum Tomatillo* Phil. — Cellules de l'assise externe à la base des épaississements. Gr. : 170.

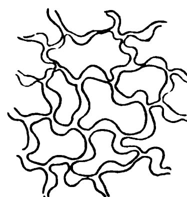


Fig. 70. — *Solanum Tomatillo* Phil. Cellules de l'assise externe au sommet des épaississements lignifiés. Gr. : 170.

Dans le **Solanum racemiflorum** Dun., l'assise digestive a des dimensions plus petites de moitié environ ; la base des poils, au lieu de donner l'aspect d'un cône élargi, s'étrangle au contraire puissamment au contact de la paroi interne, et la partie renflée qui en résulte, lignifiée au centre, est cellulosique sur toute la périphérie (fig. 68, II). Dans le **S. frutescens** A. Br., la base des poils, moins développée, est entièrement cellulosique (fig. 68, III) ; elle possède la même constitution chimique dans le **S. viride** R. Br.,

elle est en outre plus réduite, formant une émergence

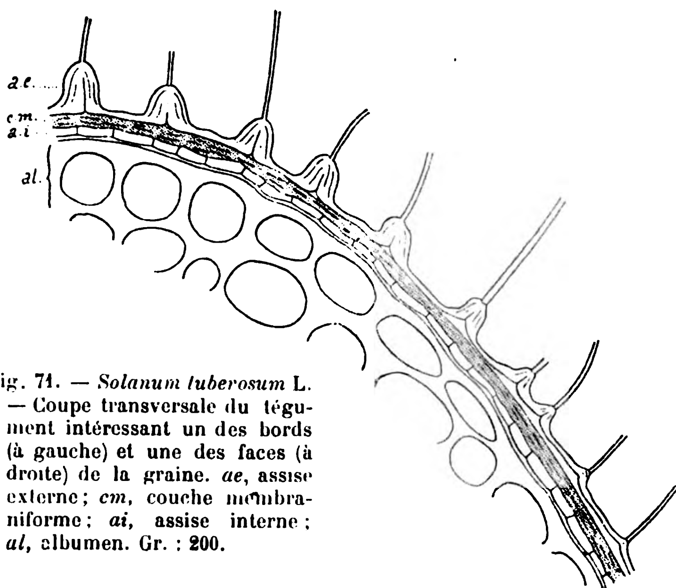


Fig. 71. — *Solanum tuberosum* L. — Coupe transversale du tégument intéressant un des bords (à gauche) et une des faces (à droite) de la graine. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *ai*, assise interne; *al*, albumen. Gr. : 200.

conique asymétrique (fig. 68, IV). Cette dernière espèce est aussi remarquable par la hauteur des cellules de l'assise digestive en coupe transversale; leurs dimensions de face se rapprochent de celles des mêmes cellules du *S. Tomatillo* Phil.

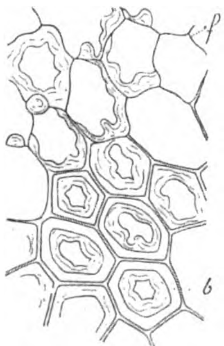


Fig. 72. — *Solanum tuberosum* L. — Assise externe de face. *b*, cellules du bord; *f*, cellules des faces. Gr. : 170.

Le tégument séminal du **S. tuberosum** L. forme le passage avec le groupe suivant. L'assise externe seule diffère : 1° par le mode d'insertion des poils comparable à celui que nous avons décrit dans le *Salpichroa rhomboidea* Miers. (fig. 71); 2° par l'absence de tout épaississement sur les parois latérales des cellules du milieu des faces; 3° par l'aspect régulièrement polygonal des mêmes cellules vues tangentiellement (fig. 72).

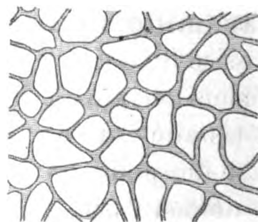


Fig. 73. — *Solanum Seaforthianum* And. — Assise interne de face. Gr. : 300.

II. Le deuxième groupe est caractérisé par les ornements de plus en plus complexes que prend l'assise digestive, ce qui le distingue du groupe précédent. Il n'y a pas d'oxalate de chaux. La structure de la paroi externe de l'assise épidermique est toujours très simple ; cette paroi disparaît le plus souvent, de même que les parties restées minces des parois latérales, et ne laisse subsister que des bandes longitudinales d'épaississements sous forme de poils plus ou moins longs. Ces deux derniers caractères sont communs avec le groupe précédent.

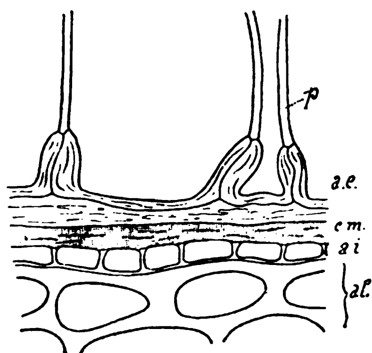


Fig. 74. — *Solanum Seaforthianum* And. — Coupe transversale de tégument. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen ; *p*, poils. Gr. : 200.

Solanum Seaforthianum Andr. — Les éléments de l'assise digestive vus de face, ont une forme grossièrement polygonale ; leurs parois sont régulièrement épaissies, droites ou très légèrement infléchies ; aux angles, on remarque un dépôt plus fort d'épaississements (fig. 73). L'assise externe, de bonne heure, augmente la hauteur de ses cellules, il se forme des poils très longs qui peuvent atteindre 15 fois la hauteur des épaississements de la base des parois latérales (fig. 74). De face, une cellule de l'assise externe montre les points d'insertion de ces poils localisés à peu près au sommet des sinuosités décrites par les parois latérales (fig. 75).

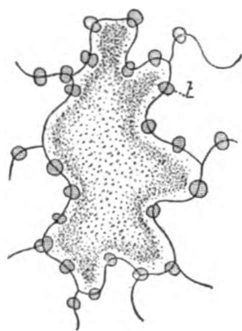


Fig. 75. — *Solanum Seaforthianum* And. — Cellule de l'assise externe de face. *t*, trace d'insertion des poils. Gr. : 200.

Solanum jasminoides Paxt. — Les poils sont plus gros, moins longs et plus nombreux, comme on peut le voir en coupe tangentielle d'après leur mode d'insertion. Les épaississements sont plus forts sur les parois internes et à la base des parois latérales (fig. 76).

Solanum septemlobum Bunge. — L'assise externe adulte seule offre des différences dans la hauteur, la forme et la

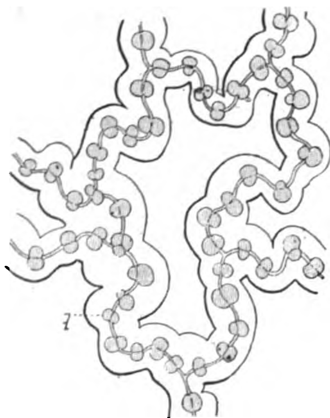


Fig. 76. — *Solanum jasminoides* Paxt. — Cellule de l'assise externe de face. *t*, traces d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

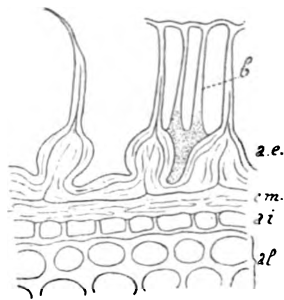


Fig. 77. — *Solanum septemlobum* Bunge. — Coupe transversale de tégument. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne : *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen ; *b*, bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

structure des poils qu'elle engendre. Ils sont très courts, effilés au sommet et souvent unis encore par une portion persistante de la paroi externe (fig. 77). A leur base, on observe une partie centrale, colorée en bleu par double coloration, qui pénètre en pointe effilée dans leur intérieur ; leur partie périphérique est cellulosique, et, cette couche de cellulose se prolonge à la surface des épaississements internes et latéraux. Enfin, les coupes tangentielles montrent que ces poils sont encore plus serrés que dans l'espèce précédente (fig. 78).

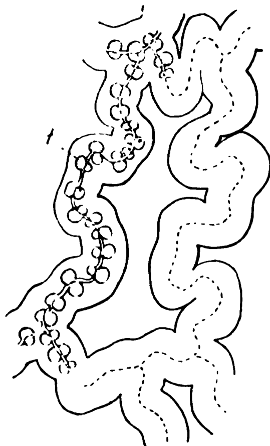


Fig. 78. — *Solanum septemlobum* Bunge. — Cellule de l'assise externe de face. *t*, traces d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

Solanum Dulcamara L. — Les poils, peut-être plus courts que dans le *S. septemlobum* Bunge, sont plus réguliers dans leur forme et sont constitués par une cellulose homogène (fig. 79 et 80). Les

cellules de l'assise digestive ont des parois plus droites (fig. 81).

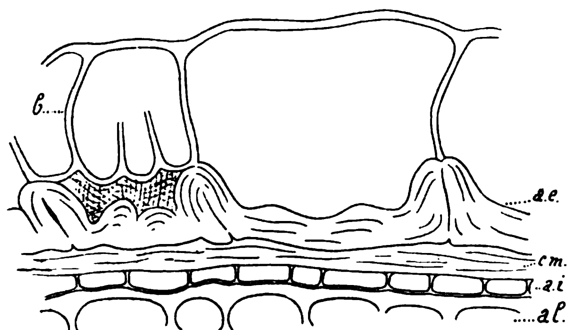


Fig. 79. — *Solanum Dulcamara* L. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen; *b*, bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

Solanum repens Dun. — L'assise externe rappelle le *S. Dulcamara* L.; cependant la coupe tangentielle nous décèle deux caractères spéciaux : 1° les dimensions beaucoup plus petites des cellules de cette assise et la disposition plus serrée des poils; 2° la structure de l'assise digestive qu'on dirait constituée par un assemblage de fragments de substance épaissie reliés par des parois minces (fig. 82).

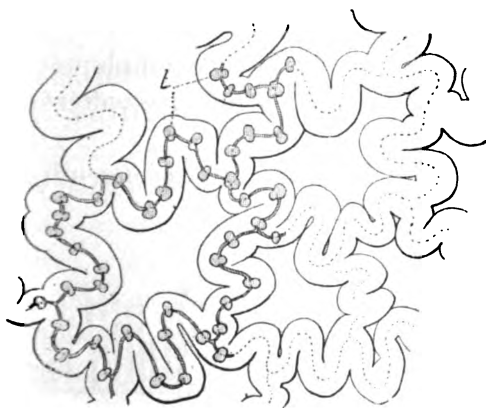


Fig. 80. — *Solanum Dulcamara* L. — Cellules de l'assise externe de face. *t*, traces d'insertion des bandes latérales. Gr. : 200.

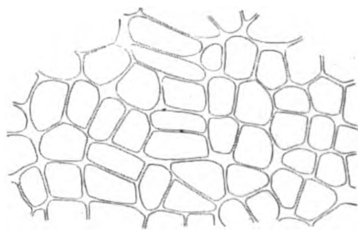


Fig. 81. — *Solanum Dulcamara* L. — Assise digestive de face. Gr. : 300.

Solanum radicans L. — Les épaississements atteignent sur les parois latérales une hauteur plus grande, les poils sont courts et souvent réunis au sommet par la paroi externe per-

sistante. Les dimensions des cellules épidermiques de face rappellent celles du *S. Dulcamara* L. ; les poils sont cependant

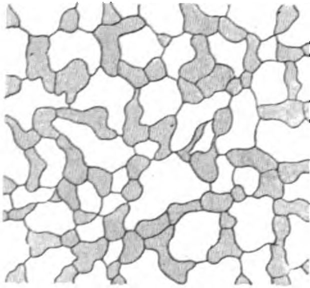


Fig. 82. — *Solanum repens* Dun. — Assise digestive de face. Gr. : 300.

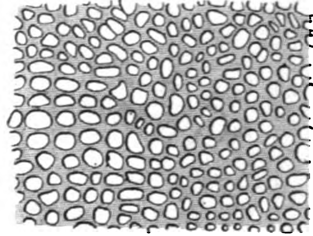


Fig. 83. — *Solanum radicans* L. — Assise digestive de face. Gr. : 340.

plus nombreux. L'assise digestive est particulière : les cellules sont petites, les épaississements très forts et le lumen, par ce fait, presque nul affecte généralement une forme arrondie, quelquefois losangique (fig. 83).

La structure définitive de l'assise digestive permet encore de grouper ensemble les cinq espèces énumérées ci-après. Elle possède des verrues latérales plus ou moins prononcées, s'avançant dans le lumen qui prend une forme déchiquetée compliquée. Jamais cependant la forme primitive de la cellule n'est altérée de façon à la rendre méconnaissable (fig. 84).

Comme dans les espèces précédentes, l'assise externe engendre

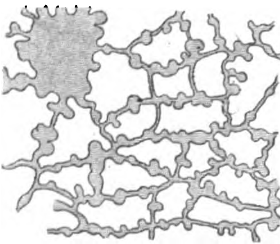


Fig. 84. — *Solanum hystrix* R. Br. — Assise digestive de face. Gr. : 300.

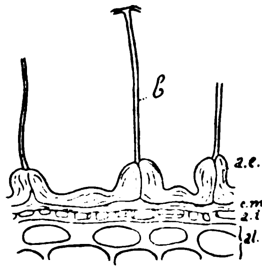


Fig. 85. — *Solanum hystrix* R. Br.

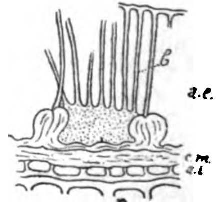


Fig. 86. — *Solanum rubrum* L.

Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen ; *b*, bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

des poils de longueur variable ; les épaississements dans quelques cas s'étranglent à la base des parois latérales (fig. 85 et 86). Les

cellules de cette dernière assise vues de face sont tout à fait analogues; la figure 87 offre les deux types extrêmes au point de vue des dimensions. Les espèces ainsi définies sont le **Solanum hystrix** R. Br., le **S. villosum** Moench., le **S. polyacanthos** Lam., le **S. flavum** Kit. et le **S. rubrum** L.

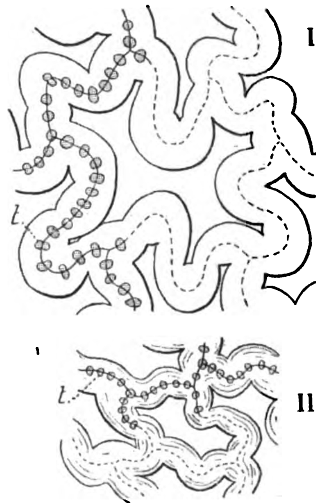


Fig. 87. — I. *Solanum villosum* Moench; II. *S. rubrum* L. — Cellule de l'assise externe de face. *t*, traces d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

C'est également d'après les caractères de l'assise digestive que nous avons réuni les **Solanum nigrum** L., **S. aviculare** Forst., **S. cornutum** Lam., **S. gracile** Otto., **S. flavescens** Dun., **S. miniatum** Bernh.; et un grand nombre d'autres espèces que beaucoup considèrent comme des variétés du *S. nigrum* L. : le **S. guineense** Lam., le **S. oleraceum** Dun., le **S. memphiticum** J. F., le **S. leucocarpum** Dun., le **S. chlorocarpum** Schur., le **S. suffruticosum** Schousb. et le **S. americanum** Mill.

Vue d'après un plan passant à la partie supérieure des cellules, l'assise digestive apparaît constituée comme celle du *S. hystrix* R. Br.; mais, si l'on examine le plan inférieur, on voit que les verrues latérales se prolongent vers la base, viennent se souder aux verrues d'à côté ou à celles de face et contribuent ainsi à former des bandes transversales courant sur la paroi interne, s'anastomosant souvent entre elles. Comme ces bandes sont parfois difficilement distinctes des parois latérales des cellules, toute l'assise forme un réseau serré, à travers les mailles duquel il est difficile de retrouver la structure cellulaire primitive (fig. 88).

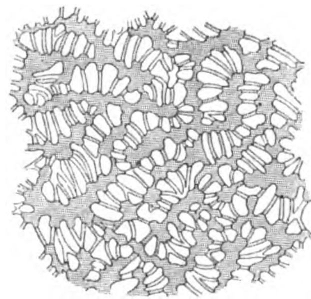


Fig. 88. — *Solanum nigrum* L. — Assise interne de face. Gr. : 300.

Comme précédemment, des caractères secondaires, tirés de l'assise externe vue en coupe transversale et tangentielle peuvent servir à partager certaines de ces espèces. Ainsi : la puissance et la forme des épaississements à la base des parois

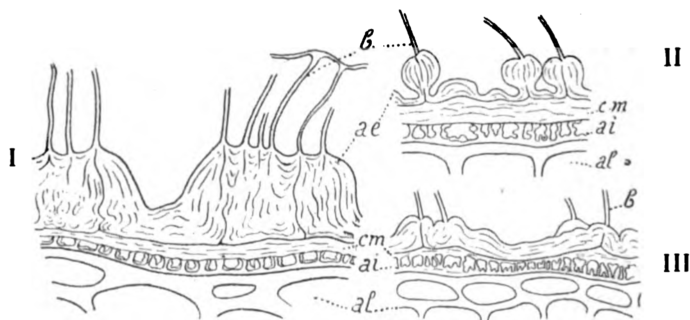


Fig. 89. — I. *Solanum nigrum* L. ; II. *S. aviculare* Forst ; III. *S. cornutum* Lam. — Coupe transversale du tégument séminal. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *b*, poils ou bandes latérales d'épaississements ; *al*, albumen. Gr. : 200.

latérales [par exemple, le *S. nigrum* L., le *S. aviculare* Forst., le *S. cornutum* Lam (fig. 89)] ; la forme et les dimensions des cellules épidermiques de face avec l'aspect plus ou moins serré des traces d'insertion des poils

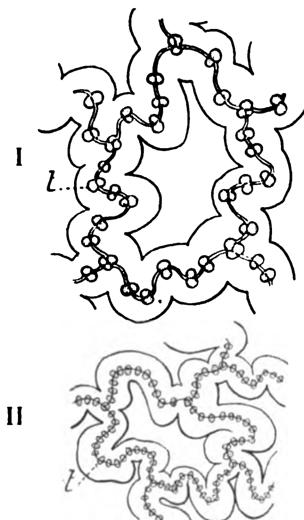


Fig. 90. — I. *Solanum oleraceum* Dun. : II. *S. flavescens* Dun. — Cellules de l'assise externe de face. *t*, marque d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

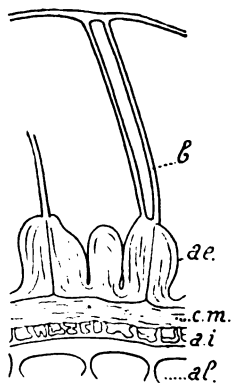


Fig. 91. — *Solanum suffruticosum* Schousb. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe : *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen ; *b*, poils ou bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

[par exemple, le *S. oleraceum* Dun., le *S. flavescens* Dun. (fig. 90)] ;

la hauteur des poils [comme chez le *S. suffruticosum* Schousb. (fig. 91)] ; la persistance de lambeaux plus ou moins nombreux de la paroi externe et même la persistance de cette paroi sur tout le pourtour, où elle acquiert une certaine épaisseur et une structure bizarre. Dans le *S. gracile* Otto, la paroi externe est creusée et décorée sur sa face interne de petites

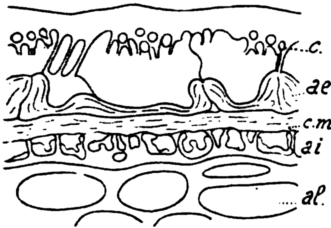


Fig. 92. — *Solanum gracile* Otto. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen ; *c*, petites cavités de la paroi externe. Gr. : 200.

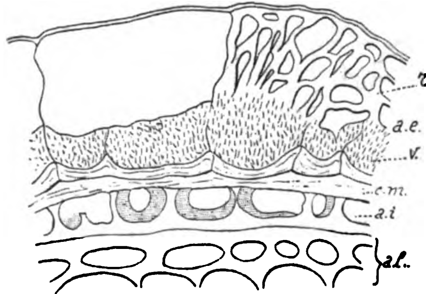


Fig. 93. — *Solanum laciniatum* Ait. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen ; *v*, villosités ; *r*, réseau latéral formé par des bandes d'épaississements anastomosés. Gr. : 200.

cavités contiguës, et à ce titre, cette espèce fait le passage au groupe suivant (fig. 92).

Solanum laciniatum Ait. — Cette espèce présente un tégument dont la structure ne peut être comparée à aucune autre parmi les Solanacées. Les détails anatomiques des deux assises, externe et interne, sont en effet très particuliers.

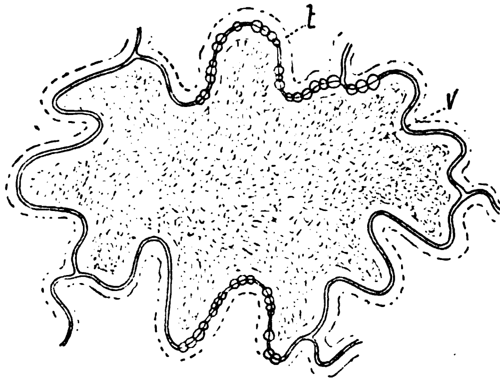


Fig. 94. — *Solanum laciniatum* Ait. — Cellule de l'assise externe, vue de face. *v*, villosités ; *t*, traces d'insertion des bandes anastomosées. Gr. : 200.

La paroi externe et la plus grande partie des parois latéranes l'assise épidermique sont presque toujours disparues. Ce qui reste de ces dernières est orné de bandes longitudinales d'épaississements, larges, cellulo-

siques et s'anastomosant en un réseau dont les mailles circonscrivent des ponctuations de forme variable. Les parois internes sont peu épaissies, et la surface de ces épaississements lignifiés est recouverte de *villosités* très hautes et très drues dont la présence empêche entièrement l'étude du tiers inférieur de la cellule (fig. 93). De face, ces cellules sont très étendues (fig. 94).

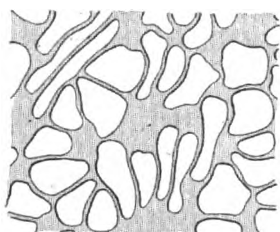


Fig. 95. — *Solanum laciniatum* Ait. — Assise digestive en coupe tangentielle. Gr. : 300.

L'assise digestive possède aussi des cellules volumineuses et de forme irrégulière. Elles sont très épaissies sur leurs parois internes et en certains endroits de leurs parois latérales (fig. 93); en d'autres endroits, elles restent minces et légèrement recourbées (fig. 95).

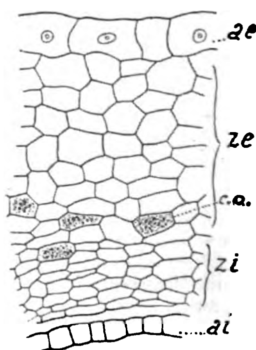


Fig. 96. — *Solanum heterodoxum* Dun. — Coupe transversale du tégument dans les premiers stades du développement. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *ze*, zone externe ; *zi*, zone interne ; *co*, cellule à sable cristallin. Gr. : 210.

III. La paroi externe de l'assise épidermique du tégument séminal, chez les espèces du troisième groupe, persiste toujours, et même se différencie en couches diverses ; de ce fait, on ne rencontre plus de poils. Ceux-ci ont fait place à des bandes courtes, trapues, plus larges à la base qu'au sommet, et laissant entre elles des espaces moins épaissis, en forme de ponctuations plus ou moins allongées.

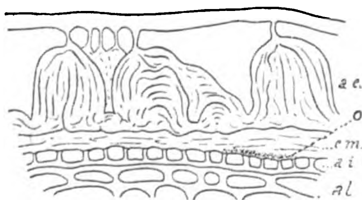


Fig. 97. — *Solanum verbascifolium* L. — Coupe transversale du tégument séminal. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen ; *o*, oxalate de chaux. Gr. : 200.

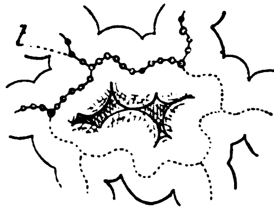


Fig. 98. — *Solanum verbascifolium* L. — Cellule de l'assise externe, vue de face. *t*, marques d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

L'oxalate de chaux pulvérulent apparaît pour la première fois; nous le rencontrerons dans ce groupe et dans les deux suivants d'une façon à peu près constante. Les premières cel-

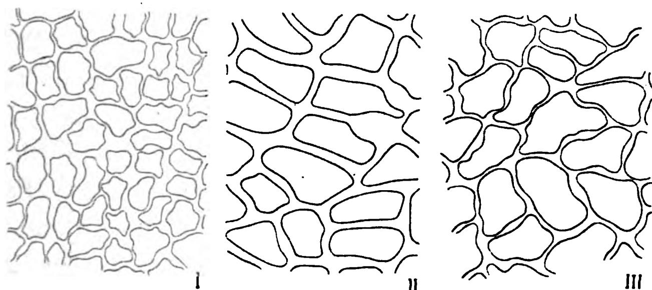


Fig. 99. — I. *Solanum verbascifolium* L.: II. *S. lanceolatum* Cav.; III. *S. carolinense* L. — Assise digestive de face. Gr. : 300.

lules à sable sont localisées à la limite de la zone interne et externe (fig. 96) dans les stades très jeunes. Elles augmentent de nombre, on en rencontre dans les couches internes de la zone externe, mais jamais dans les couches externes de cette zone. Pendant le processus de maturation, les cellules à oxalate, devenues assez abondantes, se fusionnent, leurs membranes se résorbent et engendrent ainsi de véritables petits amas de sable (fig. 12). L'accroissement de l'albumen les repousse en dehors, et à la maturité, ces amas se trouvent la localisés entre la couche membraniforme et l'assise digestive; ils y forment quelquefois une couche continue, très brillante entre nicols croisés, plus souvent des plages plus ou moins étendues. On trouve aussi de l'oxalate en petits prismes allongés

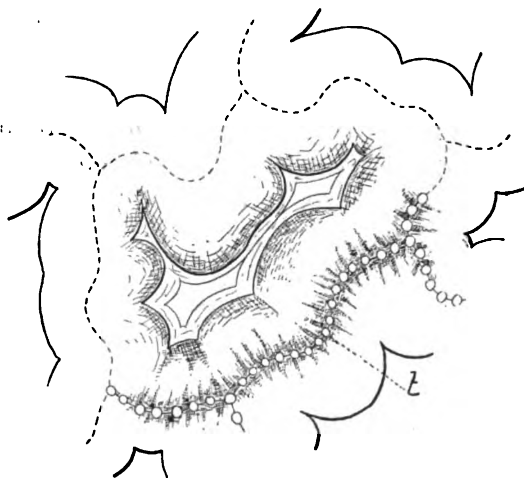


Fig. 100. — *Solanum lanceolatum* Cav. — Cellule de l'assise externe. *t*, marque d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

entre l'assise digestive et l'albumen ; sa disposition nettement radiale, sa constance dans les coupes de graines différentes d'une même espèce écartent l'idée qu'il a pu être entraîné là par le rasoir. Cette dernière remarque s'applique surtout aux espèces du cinquième groupe (fig. 136).

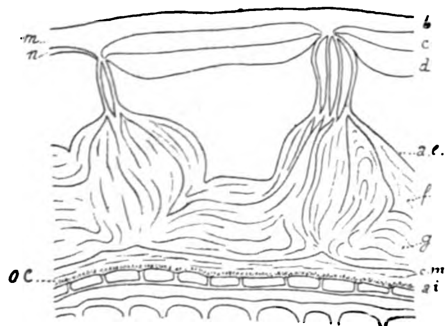


Fig. 101. — *Solanum lanceolatum* Cav. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *mn*, différentes couches de la paroi externe en coloration directe ; *bcd*, différentes couches de la même paroi après action de l'hypochlorite de soude ; *fg*, couches différentes d'épaississements ; *oc*, oxalate de chaux. Gr. : 200.

Enfin l'assise digestive, sans prendre dans le tégument adulte les grandes variétés de forme du groupe précédent, présente dans certaines espèces des dimensions et des épaississements assez différents.

Solanum verbascifolium L. — Par la constitution cellulosique de ses bandes latérales, par l'épaisseur relativement faible et la disparition par places de la paroi externe de l'assise épidermique, cette espèce doit être mentionnée immédiatement après celles du deuxième groupe. La figure 97 représente la coupe transversale : les figures 98 et 99-I, montrent l'assise externe et l'assise interne de face ; celle-ci possède des épaississements assez irréguliers.

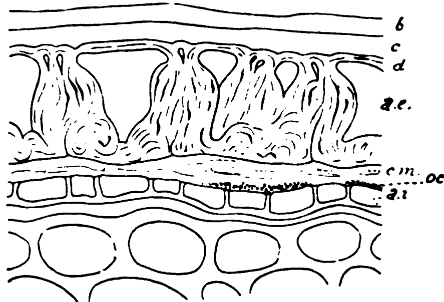


Fig. 102. — *Solanum carolinense* L. — Coupe transversale du tégument. *ai*, assise interne : *ae*, assise externe ; *cm*, couche membraniforme ; *bcd*, différentes couches de la paroi externe ; *ac*, oxalate de chaux. Gr. : 200.

Dans le **S. lanceolatum** Cav., les deux assises possèdent des dimensions doubles et même triples (fig. 99-II et 100). La coupe transversale de l'assise externe est aussi bien spéciale. En coloration directe dans le mélange vert d'iode et carmin aluné, la paroi externe présente à l'extérieur une couche rouge brun assez épaisse (fig. 101, *m*) et à l'inté-

rieur une couche mince rouge plus clair (*n*). Après traitement par l'hypochlorite de soude, cette dernière se dilate considérablement et se divise en deux parties bien nettes; de sorte que la paroi externe, colorée comme précédemment, présente à ce moment trois couches sensiblement égales en épaisseur : la plus externe qui n'a pas changé (*b*), la plus interne presque incolore (*d*) et l'intermédiaire d'un rouge assez pâle (*c*). Les bandes latérales assez grêles sont lignifiées seulement à leur base. Les épaississements des parois internes, très forts, présentent aussi deux couches diversement colorées; celle qui limite le lumen est bleu franc (*f*), la plus intérieure verte (*g*).

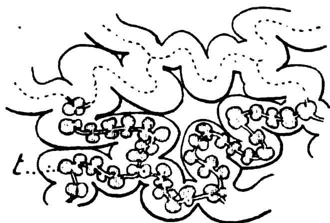


Fig. 103. — *Solanum carolinense* L. — Cellule de l'assise externe de face. *t*, traces d'insertion des bandes latérales. Gr. : 200.

Solanum carolinense L. — L'assise digestive présente les analogies les plus étroites avec celle de l'espèce précédente. L'assise externe diffère par ses dimensions et par sa structure (fig. 102 et 103); la paroi externe possède encore trois couches, mais orientées, pour ainsi dire, inversement, la plus externe (*b*) est rose violacé très pâle, la plus interne (*d*) est lignifiée et est en continuité avec les bandes latérales, l'intermédiaire (*c*) est d'un rouge noirâtre très intense. Les bandes sont courtes et épaisses, laissant entre elles des ponctuations étroites. En coupe tangentielle, les cellules de l'assise externe rappellent les cellules des bords de la graine du *Capsicum annuum* L. (fig. 103).

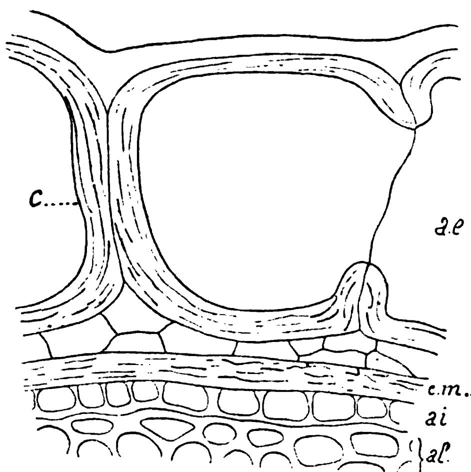


Fig. 104. — *Solanum glaucum* Dun. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen ; *c*, colonnes d'épaississements. Gr. : 200.

Solanum glaucum Dun. — Cette espèce ne renferme pas d'oxalate de chaux dans le tégument séminal. Les cellules de l'assise digestive rappellent celles du *S. carolinense* L. par leur

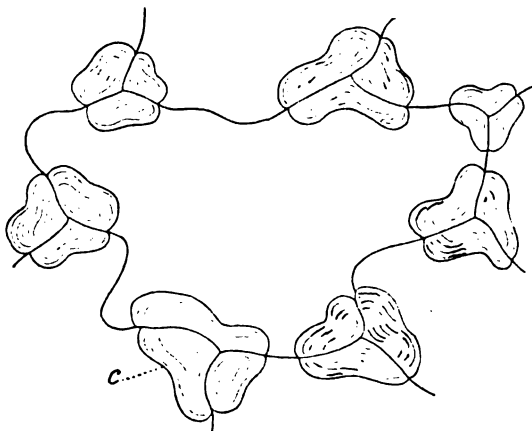


Fig. 105. — *Solanum glaucum* Dun. — Coupe tangentielle à mi-hauteur des cellules de l'assise externe. *c*, section triangulaire des colonnes d'épaississements, aux angles des parois latérales. Gr. : 200.

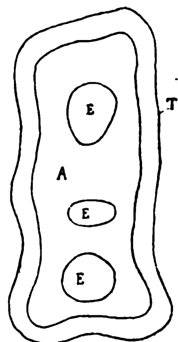


Fig. 106. — *Solanum aureum* Humb. — Coupe transversale schématique de la graine. E, embryon; A, albumen ; T, tégument. Gr. : 22.

forme et leurs dimensions ; leur contenu, dès les stades les plus jeunes, prend un aspect globuleux très chromatique et, à maturité, persiste sous la forme de très grosses granulations

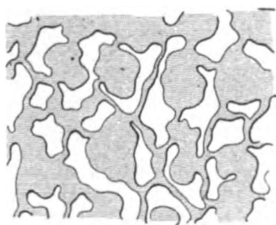


Fig. 107. — *Solanum aureum* Humb. — Aspect de face de l'assise interne du tégument séminal. Gr. : 300.

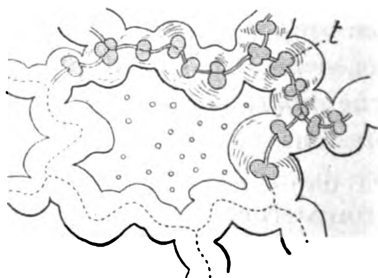


Fig. 108. — *Solanum aureum* Humb. — Cellule de l'assise externe, de face. *t*, traces d'insertion des bandes latérales. Gr. : 200.

pigmentaires. La structure de l'assise épidermique est aussi spéciale ; la paroi externe présente à son intérieur une couche épaisse lignifiée ; les parois latérales restent minces, sauf dans le angles, où il se forme des colonnes prismatiques puissantes (fig. 104 et 105, *c*) qui maintiennent entre les deux

parois, externe et interne, un écartement d'une régularité remarquable surtout à un faible grossissement.

Les téguments séminaux du **Solanum aureum** Humb. et

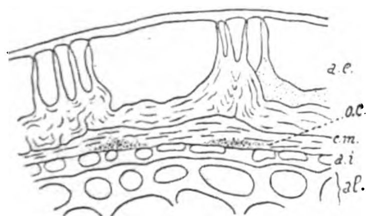


Fig. 109. — *Solanum aureum* Humb. — Coupe transversale du tégument. *ai*, assise interne; *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen; *oc*, oxalate de chaux. Gr.: 200.

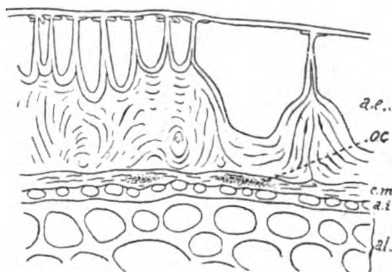


Fig. 110. — *Solanum rostratum* Dun. — Coupe transversale du tégument séminal; *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen; *oc*, oxalate de chaux. Gr.: 200.

du **S. rostratum** Dun. peuvent être rapprochés l'un de l'autre par l'aspect grossièrement rectangulaire de leur section transversale (fig. 106), la structure à peu près semblable de l'assise digestive (fig. 107) et de l'assise externe vues de face (fig. 108). Nous les différencierons cependant par le mode de terminaison des bandes latérales. Les bandes du *S. aureum* Humb. se terminent brusquement en pointe et, de leur sommet, part une très courte attache de cellulose qui les relie à la paroi externe (fig. 109). Elles sont au contraire lignifiées dans toute leur hauteur dans le *S. rostratum* Dun. et se terminent en s'écrasant sur la paroi externe (fig. 110). Les dépôts d'épaississements (fig. 111, *p.*) qu'elles engendrent ainsi sur cette paroi sont unis entre eux par un ruban cellulosique (*b*); des épaississements et du ruban s'échappent de courtes digitations (*d*) également cellulosiques.

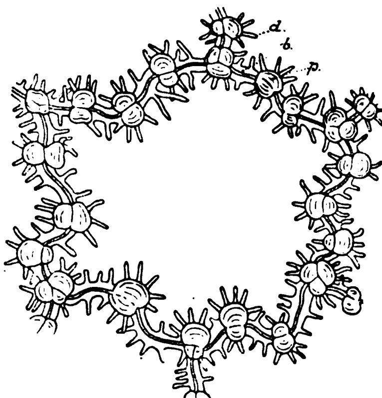


Fig. 111. — *Solanum rostratum* Dun. — Paroi externe d'une cellule de l'assise épidermique. *p*, dépôts d'épaississements lignifiés; *b*, bandes cellulosiques; *d*, digitations cellulosiques. Gr.: 300.

Le **Solanum heterodoxum** Dun. et le **S. sodomæum** L. ont même assise digestive, les épaississements s'étant déposés en couches à peu près continues pour laisser subsister un lumen, réduit très peu déformé (fig. 112). Dans son ensemble,

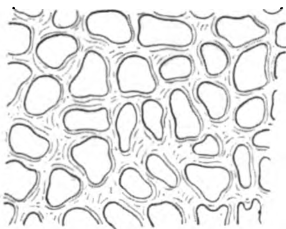


Fig. 112. — *Solanum sodomæum* L. — Assise digestive en coupe tangentielle. Gr. : 300.

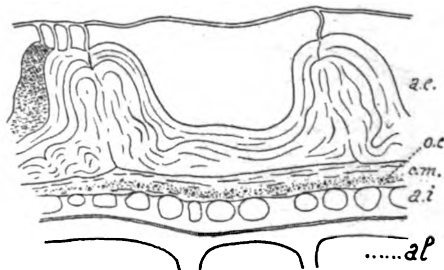


Fig. 113. — *Solanum heterodoxum* Dun. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *oc*, oxalate de chaux ; *al*, albumen. Gr. : 200.

la section transversale de la graine du *S. heterodoxum* Dun. rappelle celle des deux espèces précédentes (fig. 106). Les cellules de l'assise externe du tégument sont surbaissées, le lumen, assez étroit, les bandes latérales, courtes, grêles et cellulosiques comme la paroi externe (fig. 113).

Les mêmes cellules du *S. sodomæum* L. sont hautes ; les bandes sont étroites, lignifiées en une pointe intérieure qui s'enfonce dans leur base, et cellulosiques à leur périphérie (fig. 114). Ces parties cellulosiques se continuent à la partie interne du lumen sur toute la surface des épaississements et augmentent notablement de volume sous l'action des hydratants ; l'hématoxyline de Delafield témoigne de leur différenciation en mucilage. Les figures 17 et 115 montrent les différences d'aspect des cellules de l'assise externe en coupe tangentielle, chez les deux espèces.

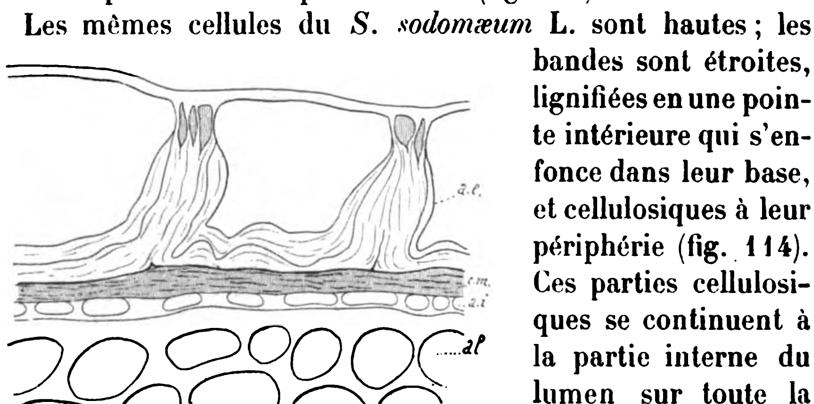


Fig. 114. — *Solanum sodomæum* L. — Coupe transversale du tégument séminal. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen. Gr. : 200.

Nous mentionnerons maintenant six espèces qui, outre les caractères généraux du groupe, peuvent être rapprochées par

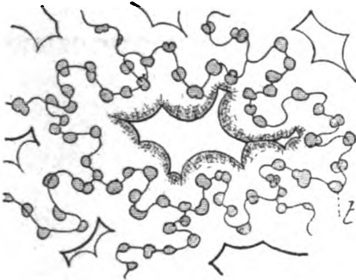


Fig. 115. — *Solanum heterodoxum* Dun. — Cellule de l'assise externe, de face. *t*, traces d'insertion des bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

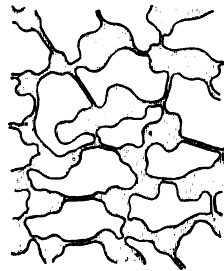


Fig. 116. — *Solanum sisymbrifolium* Lam. — Assise digestive en coupe tangentielle. Gr. : 300.

l'aspect de leur assise digestive (fig. 116) et par des ornements particuliers, en forme de dents de scie, de papilles ou de villosités menues, disposés sur les bandes latérales, les épaississements internes et même à la face interne de la paroi externe de l'assise épidermique. Sur cette dernière partie, les papilles sont toujours disposées sur un réseau à larges mailles formé par les prolongements des

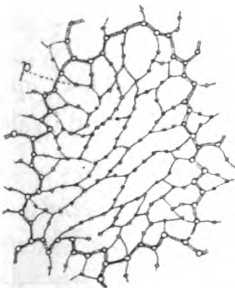


Fig. 117. — *Solanum aculeatum* Warsz. — Paroi externe d'une cellule de l'assise épidermique. *p*, papilles disposées en réseau. Gr. : 210.

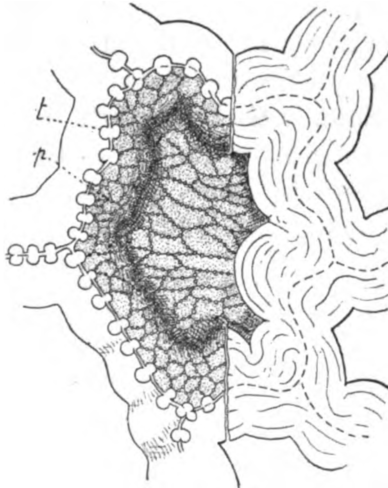


Fig. 118. — *Solanum acanthodes* Hook. — Cellule de l'assise externe vue de face. A gauche, surface des épaississements : à droite, base de la cellule : *t*, traces d'insertion des bandes latérales ; *p*, papilles disposées en réseau. Gr. : 210.

bandes latérales (fig. 117). Dans le **Solanum acanthodes** Hook., on observe un réseau semblable à la surface des épaississements (fig. 118). Les bandes latérales du **Solanum sisym**

brifolium Lam. et du **S. pocote** (?) possèdent de petites émergences en dents de scie; la surface des épaississements est recouverte de villosités très fines qui la rendent pubescente (fig. 119).

Le **S. aculeatum** Warsz. et le **S. Warszcewiczioides**

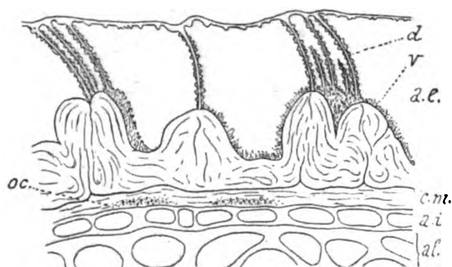


Fig. 119. — *Solanum sisymbrifolium* Lam. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *ai*, assise interne; *al*, albumen; *v*, villosités; *d*, ornements en dents de scie; *oc*, oxalate de chaux. Gr. : 200.

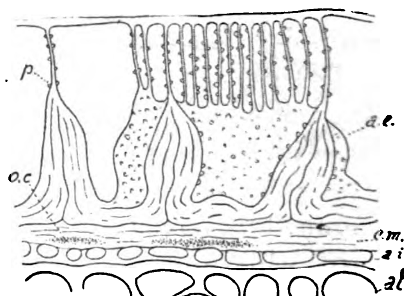


Fig. 120. — *Solanum Richardi* Dun. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *ai*, assise interne; *al*. albumen; *p*, petites papilles; *oc*, oxalate de chaux. Gr. : 200.

Hort. possèdent des villosités semblables et semblablement disposées; les papilles des bandes latérales et du réseau externe sont plus petites et surtout moins serrées.

Enfin le **S. Richardi** Dun. présente des ornements disséminés sans ordre à la surface des épaississements, mais assez clairsemés pour que leur aspect papilliforme apparaisse nettement (fig. 120).

IV. Les espèces du quatrième groupe rappellent les *Capsicum*. La persistance de la paroi externe, la présence d'oxalate de

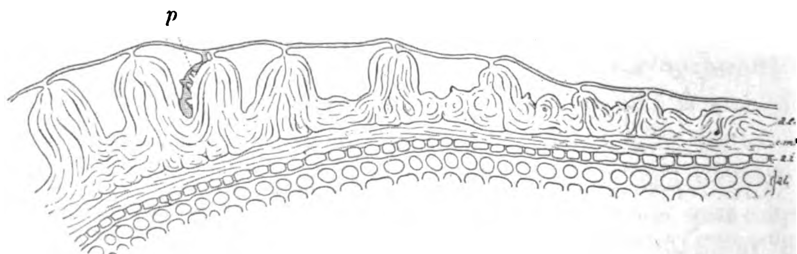


Fig. 121. — *Solanum nodiflorum* Desv. — Coupe transversale du tégument séminal. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen; *p*, papilles mamelonnées. Gr. : 130.

chaux, l'absence de poils sont les caractères que ce groupe partage avec le groupe précédent. Il s'en sépare, par la grande dif-

férence de forme des cellules de l'assise externe, hautes et étroites sur les bords de la graine, aplaties et larges au contraire sur le milieu des faces; et aussi par l'assise interne, dont les cellules vues tangentiellement sont rectangulaires, plus ou moins épaissies et de dimensions assez variables.

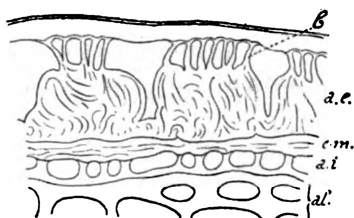


Fig. 122. — *Solanum esculentum* Dun. — Coupe transversale du tégument au niveau des faces de la graine. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *ai*, assise interne; *al*, albumen; *b*, bandes latérales d'épaississements. Gr. : 200.

On peut décrire ensemble les téguments séminaux du **Solanum glutinosum** Dun., du **S. indicum** L., du **S. esculentum** Dun. et du **S. nodi-**

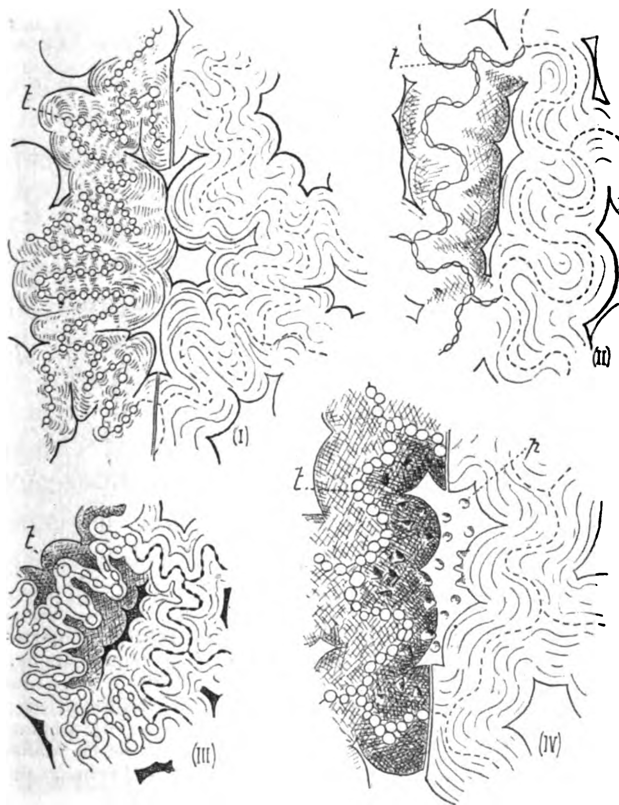


Fig. 123. — I. *Solanum esculentum* Dun.; II. *S. glutinosum* Dun.; III. *S. indicum* L.; IV. *S. nodiflorum* Desv. — Cellules de l'assise épidermique, de face. La partie gauche de chaque figure représente le sommet des épaississements; la partie droite la base. *t*, traces d'insertion des bandes latérales; *p*, papilles mamelonnées. Gr. : 200.

florum Desv. Ces deux dernières espèces ne possèdent pas d'oxalate de chaux ; mais toutes ont pour caractère commun de

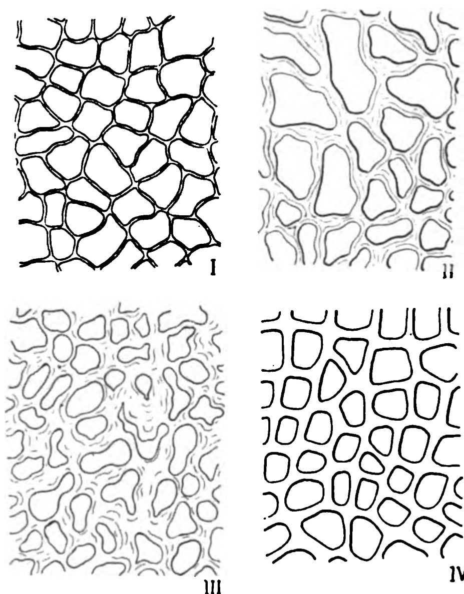


Fig. 124. — I. *Solanum nodiflorum* Desv. ; II. *S. esculentum* Dun. ; III. *S. glutinosum* Dun. ; IV. *S. indicum* L. — Assise digestive en coupe tangentielle. Gr. : 300.

présenter sur les parois latérales de l'assise externe de puissants épaississements, ne laissant à la partie supérieure qu'une très faible surface occupée par des bandes courtes. Ces bandes sont cellulosiques et aplaties dans le *S. glutinosum* Dun. ; elles sont lignifiées dans les trois autres espèces, caractère très net si l'on considère surtout les cellules des bords (fig. 121 et 122). La surface des épaississements internes et latéraux du *S. nodiflorum* Desv., est ornée de papilles mamelonnées (*p*) semblables à celles que nous avons rencontrées dans le *Capsicum frustescens* L.

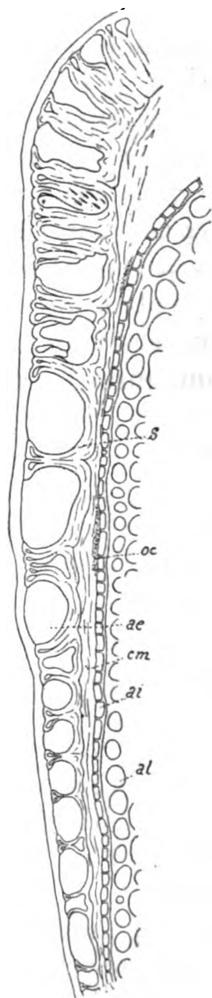


Fig. 125. — *Solanum Lobelii* Ten. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe ; *cm*, couche membraniforme ; *ai*, assise interne ; *al*, albumen ; *s*, paroi latérale en sablier ; *oc*, oxalate de chaux. Gr. : 130.

En coupe tangentielle, les cellules de l'assise externe sont

grandes et entièrement comblées par les épaississements ; les traces d'insertion des bandes latérales forment des ornements variables avec les quatre espèces (fig. 123). L'assise digestive montre aussi des différences qui peuvent cependant se rapporter à certains types déjà vus (fig. 124).

Toutes les autres espèces du groupe possèdent une assise externe bien irrégulière; les cellules de cette assise changent d'aspect selon qu'on les considère sur les bords de la graine, au milieu des faces ou dans une position intermédiaire.

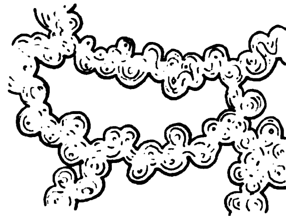


Fig. 126. — *Solanum pomiferum* Cav. — Coupe tangentielle d'une cellule de l'assise externe à mi hauteur. Gr. 200.

Sur les bords, elles sont hautes comme précédemment, peu épaissies sur les parois internes, possédant au contraire sur les parois latérales de forts épaississements qui atteignent presque la paroi externe. Mais, à mesure que l'on s'écarte des bords, ces épaississements s'atténuent, deviennent aussi faibles que sur les parois internes, et, au lieu de présenter au lumen une face convexe, deviennent au contraire concaves (fig. 125). Les parois latérales prennent ainsi l'aspect de colonnes en sablier (*s*) parcourues de stries longitudinales, marquant les bandes d'épaississement; sur les mêmes parois vues de face, ces stries apparaissent parfois très courtes, élargies en grains d'avoine et souvent orientées obliquement. La figure 126 donne l'aspect de cette disposition en coupe tangentielle.

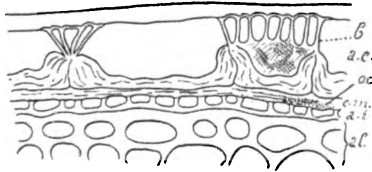


Fig. 127. — *Solanum æthiopicum* L. — Coupe transversale du tégument au niveau du milieu des faces de la graine. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *ai*, assise interne; *al*, albumen; *b*, bandes latérales d'épaississements; *oc*, oxalate de chaux. Gr. : 200.

Enfin, les cellules du milieu des faces de la graine, toujours très surbaissées, peuvent ne pas présenter d'épaississements du tout, comme dans le **Solanum Gilo** Radd. ; ou bien ils sont très faibles et très peu lignifiés comme dans le **Solanum pomiferum** Cav., le **S. Pierreanum** Paill. et Bois. et le **S. Lobelii** Ten. (fig. 125).

On peut rencontrer des épaississements intéressant une

hauteur variable des parois latérales (fig. 127) ; la partie supérieure de ces parois seule est alors occupée par des bandes plus ou moins lignifiées se terminant sur les parois externes en forme de virgules trapues (fig. 128). C'est le cas du **S. æthiopicum** L., du **S. macrocarpum** L., du **S. Zuccagnianum** Dun. et du **S. quercifolium** L.

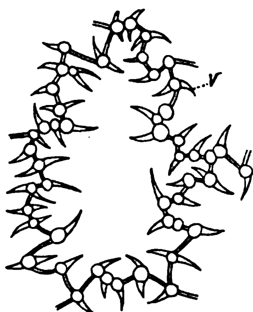


Fig. 128. — *Solanum Zuccagnianum* Dun. — Paroi externe d'une cellule de l'assise épidermique. *v*, terminaisons des bandes latérales sur cette paroi. Gr. : 200.

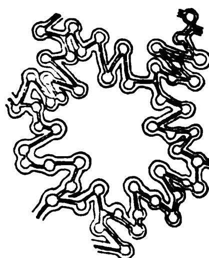


Fig. 129. — *Solanum Zuccagnianum* Dun. — Cellule de l'assise externe au niveau du milieu des faces de la graine, vue en coupe tangentielle. Gr. : 200.

Les parois de ces cellules de l'assise externe vues de face représentent une ligne brisée (fig. 129); c'est généralement au sommet des angles ainsi engendrés que se trouvent localisées les marques d'insertion des bandes latérales. La paroi externe, en coupe transversale, comporte à l'extérieur une mince cuticule, à

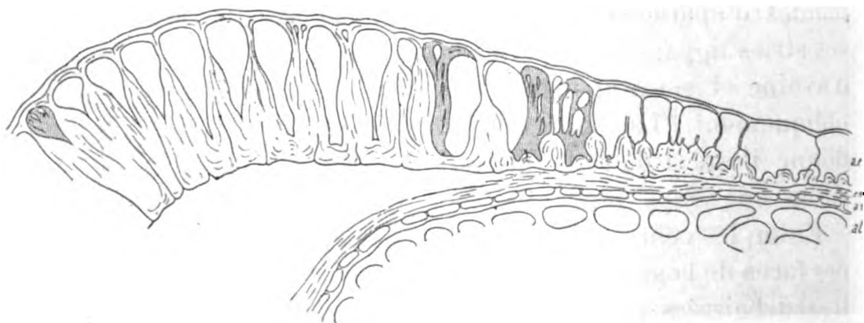


Fig. 130. — *Solanum Capsicastrum* Link. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe ; *cm*, couche membraniforme ; *ai*, assise interne ; *al*, albumen. Gr. : 130.

l'intérieur une couche de cellulose très condensée, parfois lignifiée, et au centre des couches cellulosiques qui se colorent très peu en double coloration. L'assise digestive offre les caractères généraux de celle du *S. indicum* L., avec de très

légères différences dans la taille des cellules et l'épaisseur de leurs parois.

Les **Solanum Capsicastrum** Link., **S. pseudo-Capsicum** L. et **S. Hendersoni** Hort. se distinguent des espèces précédentes : 1° par l'aspect des cellules de l'assise externe considérées en coupe transversale au milieu des faces de la graine : elles sont épaissies seulement sur les parois et leurs parois internes latérales assez hautes ne possèdent pas de bandes longitudinales ; 2° par la lignification des couches les plus intérieures de la paroi externe des cellules de cette même assise, voisines des bords (fig. 130), et 3° enfin, par la taille des cellules de l'assise digestive (fig. 131).

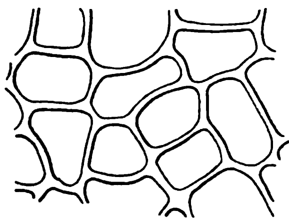


Fig. 131. — *Solanum Hendersoni* Hort. — Assise digestive, de face. Gr. : 300.

Les deux premières de ces trois espèces ne renferment pas d'oxalate de chaux dans le tégument séminal.

V. Trois caractères sont communs aux espèces du dernier groupe : 1° l'oxalate de calcium, 2° l'aspect de l'assise digestive (fig. 132), 3° la présence d'une aile circulaire, insérée sur les bords, dans le plan de symétrie.

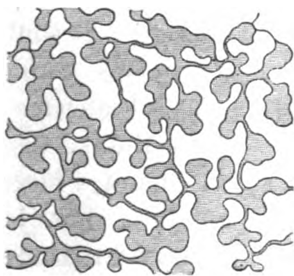


Fig. 132. — *Solanum atropurpureum* Schrank. — Assise digestive, de face. Gr. : 300.

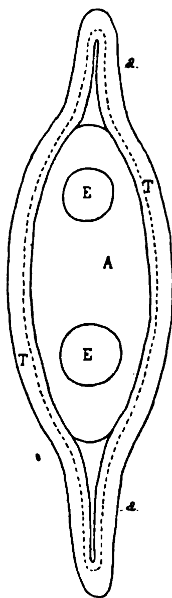


Fig. 133. — *Solanum sordidum* Sendt. — Coupe transversale schématique de la graine. E, embryon; A, albumen ; T, tégument; *a*, aile. Gr. : 20.

de la graine (fig. 133). Cet appendice formé exclusivement par l'assise externe du tégument est dû à la différence de taille atteinte par le tégument et l'albumen. Les cellules de la zone externe localisées sur les bords, frappées de résorption, laissent un espace non occupé qui provoque l'affaissement, l'une contre l'autre, des deux assises épidermiques limitant les deux faces.

Six espèces de *Solanum* viennent se ranger dans ce groupe. L'assise externe peut servir à les différencier. Les épaissis-

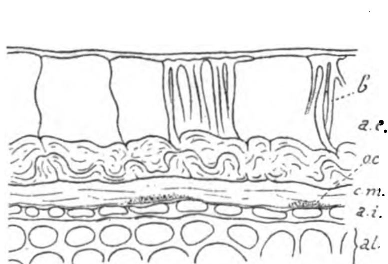


Fig. 134. — *Solanum atropurpureum* Schrank. — Coupe transversale du tégument séminal. *ae*, assise externe ; *cm*, couche membraniforme; *ai*, assise interne; *al*, albumen; *oc*, oxalate de chaux; *b*, bandes latérales anastomosées. Gr. : 200.

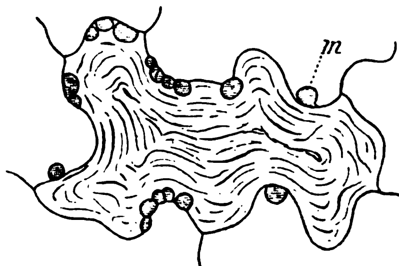


Fig. 135. — *Solanum atropurpureum* Schrank. — Aspect, en coupe tangentielle, d'une cellule de l'assise externe du tégument séminal. *m*, section des bandes anastomosées. Gr. : 200.

sements sur les parois internes sont puissants et formés de deux couches de nature chimique différente ; sur les parois latérales, ils sont toujours très faibles et peuvent affecter deux dispositions. Ce sont des bandes larges et aplaties chez les **S. atropurpureum** Schrank. (fig. 134), **S. paniculatum** L., et **S. nemorense** Dun., s'anastomosant souvent et présentant, dans les coupes tangentielles, des sections arrondies, irrégulières dans leurs dimensions, leur forme et leur répartition (fig. 135, *m*.).

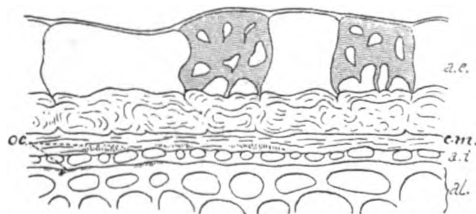


Fig. 136. — *Solanum sordidum* Sendt. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *cm*, couche membraniforme : *al*, albumen ; *oc*, oxalate de chaux. Gr. : 200.

Les épaississements latéraux dans le **S. sordidum** Sendt., le **S. Dens-elephantis** Hort., et le **S. ciliatum** Lam. (var. **macrocarpum**) sont formés d'une membrane parsemée de ponctuations ovales, rondes ou linéaires, et qui peut être considérée comme résultant d'une soudure partielle de larges bandes latérales (fig. 136). Mais où la différenciation de ces trois dernières espèces s'accuse, c'est dans l'aspect de face de la paroi externe; la membrane latérale vient s'y terminer en dessinant des dentelures d'une riche complication (fig. 137).

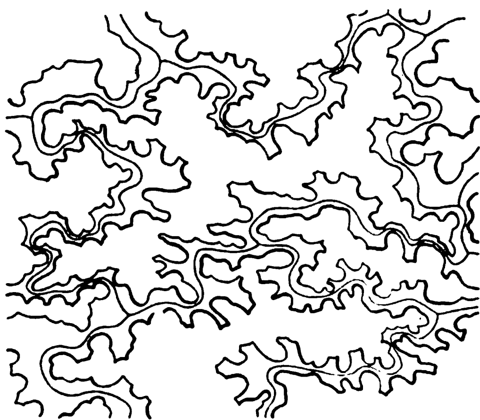
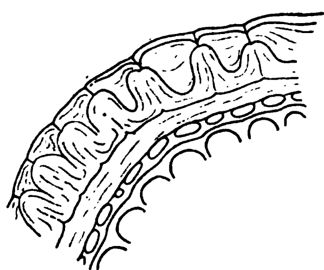


Fig. 137. — *Solanum Dens-elephantis* Hort. — Paroi externe des cellules de l'assise externe. Gr. : 170.

Bandes, membrane et dentelures se colorent en bleu pâle en double coloration.

Solanum aculeatissimum Jacq. — Le tégument séminal de cette espèce diffère de celui des espèces précédentes par l'absence d'aile et par l'aspect très aplati des cellules de l'assise épidermique.



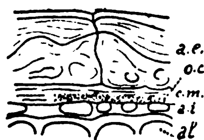


Fig. 138. — *Solanum aculeatissimum* Jacq. — Coupe transversale du tégument séminal. A gauche, au niveau des bords; à droite, au niveau du milieu des faces de la graine. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *ai*, assise interne; *oc*, oxalate de chaux; *al*, albumen. Gr. : 200.

Hartwich (1) a soutenu que les épaississements de cette assise apparte-

(1) Hartwich Carl, Samenschale der Solanaceen (*Festschr. d. naturf. Ges.*, Zurich, 1897, t. XLI, p. 366).

naient à deux assises cellulaires plus internes du tégument.

L'étude du développement nous a montré que, selon le cas général, les cellules épidermiques seules s'épaississent. Seulement ces épaississements sont de nature différente; ceux qui reposent sur la base et contre les parois latérales sont lignifiés, ceux qui bordent le lumen sont constitués par une cellulose très gonflable, qui donne même, par l'emploi de l'hématoxyline, la réaction du mucilage. Ces derniers épaississements, après un séjour assez long dans les réactifs aqueux, se soulèvent, deviennent même convexes à l'extérieur et atteignent la paroi externe qui s'applique étroitement contre eux. Les différentes strates qui les constituent se dilatent au point de laisser parfois entre elles des espaces assez larges que Hartwich a peut-être considérés comme les cavités cellulaires d'une assise plus interne (fig. 138).



Fig. 139. — *Solanum aculeatissimum* Jacq. — Assise externe en coupe tangentielle. *s*, épaississements en saillie; *r*, vides en raquette. Gr. : 200.

Les bandes latérales, constantes dans toutes les espèces de *Solanum*, font ici défaut ; on pourrait cependant les considérer comme représentées morphologiquement par les saillies (fig. 139, *r*) qui se détachent des parois latérales, laissant entre elles des vides en raquette (*r*), pour venir se fusionner et remplir entièrement le lumen cellulaire.

Dans ce tégument, le sable cristallin se rencontre en gros grains, sous forme d'octaèdres ou de tétraèdres brisés.

CHAPITRE V

ATROPÉES

Lycium barbarum L. — L'ovule anatrope possède un tégument assez épais ; les cellules de l'assise interne sont un peu allongées radialement ; la cavité chalazienne creusée en en-

tonnoir communique nettement, par un tissu de transport, avec le faisceau raphéal pourvu de trachées. L'assise externe et les deux zones de la partie moyenne se différencient un peu plus tard. Pendant la maturation, les cellules des assises tégumentaires moyennes prennent trois aspects différents : contre l'assise digestive (fig. 140 *a*) nous remarquons des cellules réduites à leurs membranes très aplaties, et souvent déchirées;

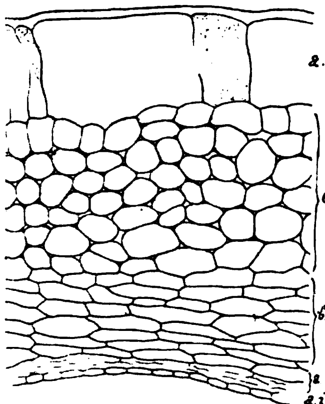


Fig. 140. — *Lycium barbarum* L. — Coupe transversale du tégument aux débuts de la maturation : *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *a*, *b*, *c*, différents aspects de la partie moyenne. Gr. : 170.

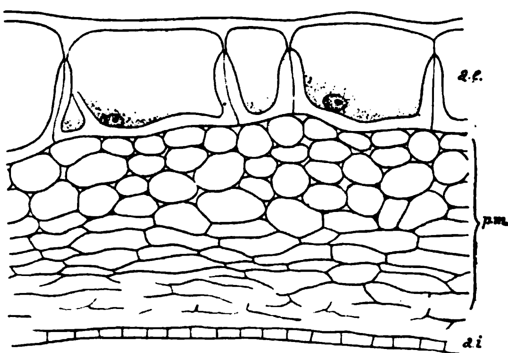


Fig. 141. — *Lycium barbarum* L. — Coupe transversale du tégument au moment des premiers dépôts d'épaississements dans l'assise externe. *ae*, assise externe; *pm*, partie moyenne; *ai*, assise interne. Gr. : 170.

en (*b*) les cellules sont entières, grandes, allongées tangentiellement, sans méats, ne laissant voir à leur intérieur que leur noyau et un protoplasma vacuolaire ; en (*c*) les cellules sont arrondies, laissent entre elles de gros méats et, leur cavité est remplie d'amidon. Ces dernières cellules persistent seules au moment où l'assise externe épaissit

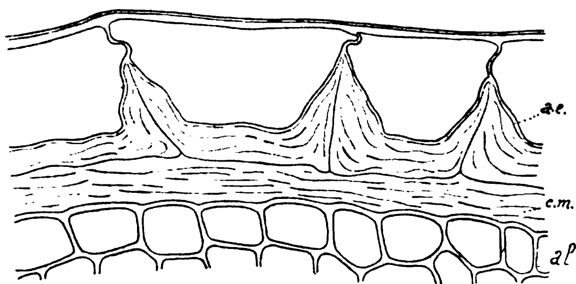


Fig. 142. — *Lycium barbarum* L. — Coupe transversale du tégument séminal adulte. *ae*, assise externe ; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen. G : 170.

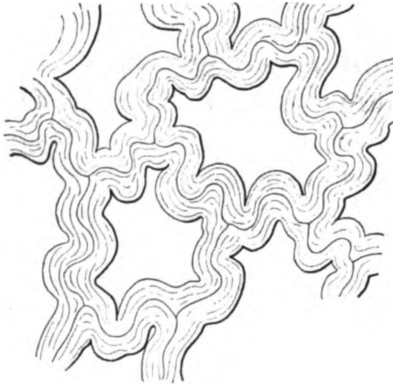


Fig. 143. — *Lycium barbarum* L. — Cellules de l'assise externe de face. G : 170.

ses parois (fig. 141) ; elles ne tardent pas à se transformer en couche membraniforme. L'assise digestive reste nettement visible jusqu'à un stade très avancé ; le contenu de ses cellules devient d'abord finement granuleux et homogène, puis disparaît ; les parois latérales grêles et flexueuses s'affaissent et, à maturité, tous ces éléments disparaissent dans l'épaisseur de la couche membraniforme.

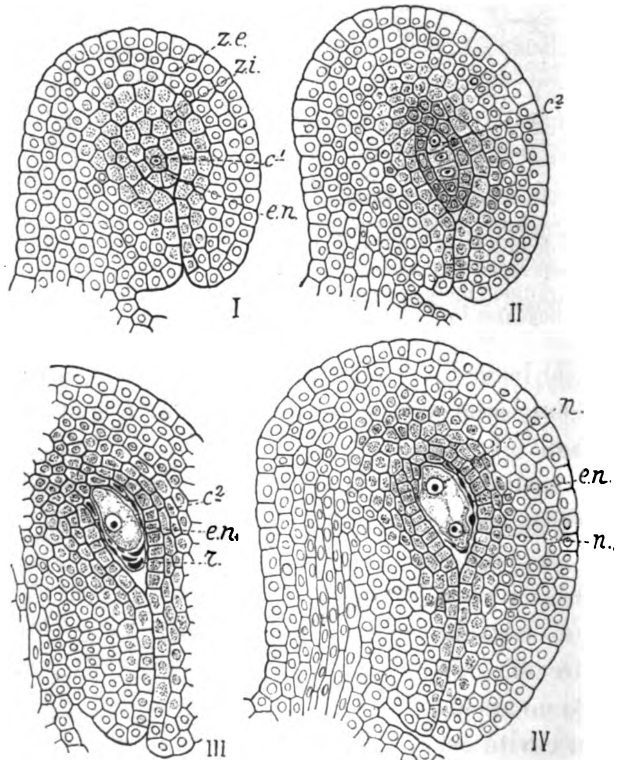


Fig. 144. — *Atropa Belladona* L. — Premiers stades du développement du sac embryonnaire et résorption du nucelle. *ze*, zone externe ; *zi*, zone interne ; *en*, épiderme nucellaire ; c^1, cellule mère primordiale ; c^2, cellule mère définitive du sac ; *r*, résidu des autres cellules mères définitives ; *n*, noyau mère des tétrades. Gr. : 210.

Les figures 142 et 143 représentent le tégument adulte en coupe transversale et tangentielle ; on peut remarquer que les cellules de l'assise externe, grandes, à gros lumen, à parois peu sinueuses au sommet, beaucoup plus à la base, entraînent

une grande simplicité dans la structure du tégument.

Nous avons étudié le développement et la structure du tégument séminal dans les **Lycium europæum** L., **L. sinense** Hort., **L. Trewianum** Roem. et **L. chilense** Bert.; les différences trop légères que nous avons rencontrées ne méritent pas de mention spéciale.

Atropa Belladona L. — Au moment où la cellule-mère

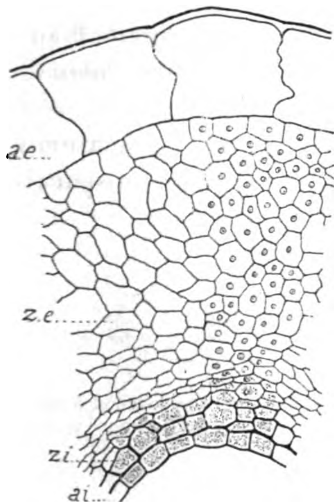


Fig. 145. — *Atropa Belladona* L. — Premiers épaississements sur l'assise externe. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *ze*, zone externe; *zi*, zone interne. Gr. : 170.

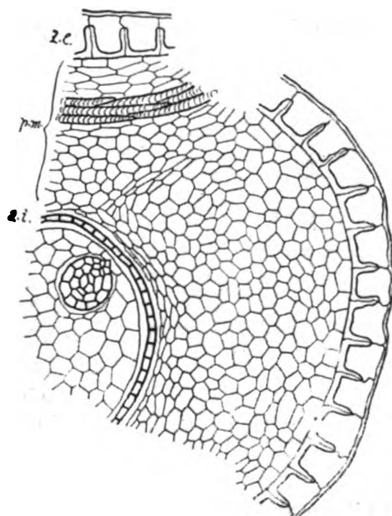


Fig. 146. — *Atropa Belladona* L. — Apparition des épaississements sur les parois internes et latérales de l'assise externe. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *pm*, partie moyenne. Gr. : 60.

primordiale du sac embryonnaire se distingue au sommet du nucelle (fig. 144), l'assise interne du tégument et les deux zones de la partie moyenne sont déjà différenciées. Il se forme bientôt une cavité chalazienne assez réduite; au raphé on trouve un appareil conducteur pourvu de trachées. La figure 145 montre le dépôt

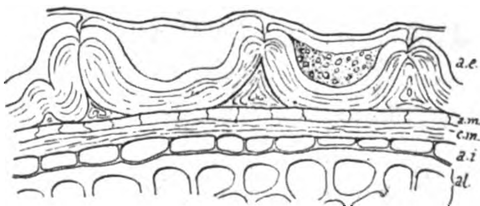


Fig. 147. — *Atropa Belladona* L. — Coupe transversale du tégument adulte; *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *am*, assise à parois minces; *al*, albumen. Gr. : 200.

des épaississements sur la paroi externe, et la figure 146 sur les parois internes et latérales, pendant que dans la partie moyenne se forme une abondante réserve d'amidon. Pendant l'accroissement, les cellules de l'assise externe s'aplatissent tangentiellement; l'assise digestive ne modifie guère la forme de ses éléments; on la retrouve, à un stade où la digestion de la zone interne est complète et l'écrasement de la zone externe partiel, avec les mêmes caractères qu'au début.

A maturité, le tégument en coupe transversale (fig. 147) présente de l'extérieur vers l'intérieur : 1° l'assise externe pourvue

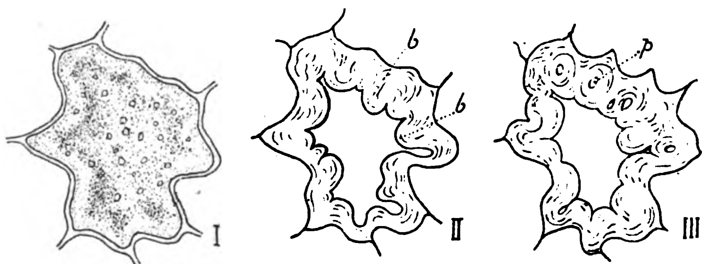


Fig. 148. — *Atropa Belladona* L. — Cellule de l'assise externe vue de face et à divers plans. — I, au sommet; II, à mi-hauteur; III, à la base; *p*, ponctuations; *b*, bourgeons d'épaississements. Gr. 200.

d'épaississements puissants sur les parois internes et sur le tiers inférieur des parois latérales ; 2° une assise de cellules à parois minces (*am*) qui représente l'assise la plus externe de la partie moyenne n'ayant pas pris part à la formation de la couche membraniforme ; 3° la couche membraniforme (*cm*); 4° l'assise digestive étroitement moulée contre l'albumen, formée de cellules rectangulaires à parois légèrement épaissies. En coupe tangentielle (fig. 148), les cellules de l'assise externe sont peu sinueuses; leur lumen est assez grand; les épaississements s'élargissent en approchant du fond, leur base se divise en bourgeons (*b*) qui se soudent aux bourgeons voisins pour engendrer

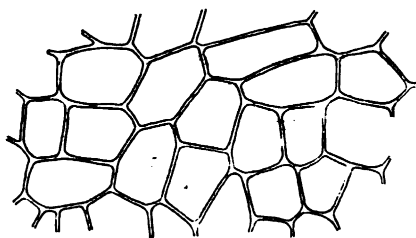


Fig. 149. — *Atropa Belladona* L. — Assise digestive, de face. Gr. : 300.

des ponctuations particulières (*p*) analogues à celles que nous avons décrites dans les *Physalis*. La surface des épaississements est, en outre, tapissée de grosses particules à aspect cristallin, se colorant en brun foncé par l'eau iodée.

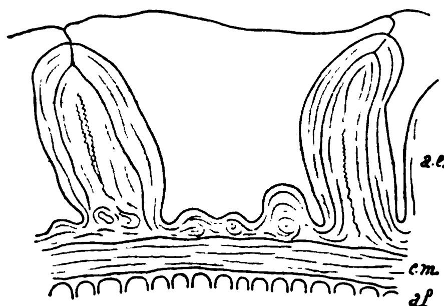


Fig. 150. — *Solandra hirsuta* Dun. — Coeup transversale du tégument. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen. Gr. : 170.

Les cellules de l'assise digestive vues de face (fig. 149) sont irrégulièrement polyédriques, à parois droites.

Le tégument de l'**Atropa acuminata** Royle se prête aux mêmes observations; beaucoup d'auteurs d'ailleurs font de cette espèce une simple variété de l'*Atropa Belladona* L.

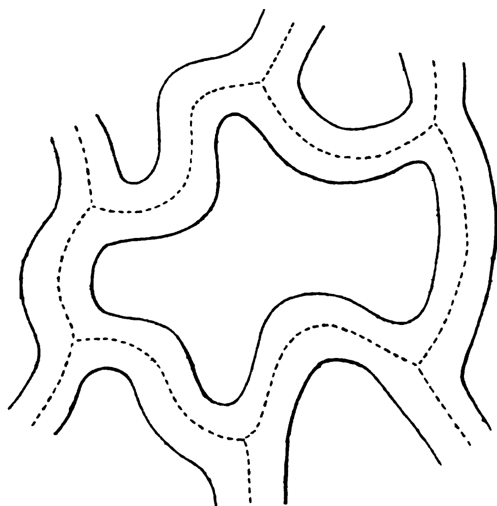


Fig. 151. — *Solandra hirsuta* Dun. — Cellule de l'assise externe vue de face. Gr. : 170.

Solandra hirsuta Dun. — Nous n'avons pu nous procurer que des graines anciennes de cette espèce. Les figures 150 et 151 montrent la structure très simple du tégument. A remarquer seulement la faiblesse des épaississements sur les parois internes, les renflements biconvexes qu'ils forment sur les parois latérales et les dimensions considérables des cellules de l'assise externe.

CHAPITRE VI

HYOSCYAMÉES

Datura Stramonium L. — Au moment de la fécondation, les antipodes ont déjà disparu et la cavité chalazienne spacieuse se trouve en communication avec le placenta par un tissu de transport représentant seul l'appareil conducteur ; les cellules tégumentaires, en 8 ou 10 rangées, sont petites, serrées et toutes semblables.

L'ovule ne tarde pas à grandir et, à un stade où l'albumen possède une douzaine de cellules, le tégument est différencié en ses parties essentielles (fig. 8) : l'assise interne s'est isolée en partie ; ses éléments sont gros et sensiblement cubiques ; la partie moyenne, singulièrement épaissie par multiplication de ses cellules, forme nettement deux zones ; le faisceau raphéal a pris quelques trachées ; l'assise externe, par des cloisons radiales nombreuses, a accru le nombre de ses éléments qui sont restés étroits et serrés les uns contre les autres.

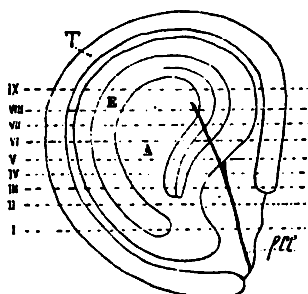


Fig. 152. — *Datura Stramonium* L. — Coupe longitudinale schématique de la graine montrant la disposition du faisceau libéro-ligneux (*fll*). E, embryon ; A, albumen ; T, tégument. Gr. : 10.

Aux stades suivants, dans la zone externe très développée, le faisceau libéro-ligneux, jusqu'ici unique, se divise en deux branches. Nous avons pu assister au processus de cette division : sous la poussée de l'albumen, le faisceau se courbe en arc, puis se divise en deux tronçons dirigés symétriquement, l'un à droite, l'autre à gauche, de sorte qu'à un stade voisin de la maturité, l'amande se trouve comme enfourchée entre les deux branches du faisceau devenu dichotomique. Cette disposition particulière est mise en évidence par les schémas ci-contre (fig. 153), représentant une série de coupes transversales, à des niveaux successifs indiqués sur la coupe longitudinale (fig. 152).

Les cellules de l'assise externe accroissent leurs dimensions, leurs parois latérales deviennent onduleuses, plus au sommet qu'à la base; les parois externes prennent des épaississements cellulosiques, qui se prolongent légèrement le long des parois latérales en engendrant une série de petites cavités contiguës (fig. 154).

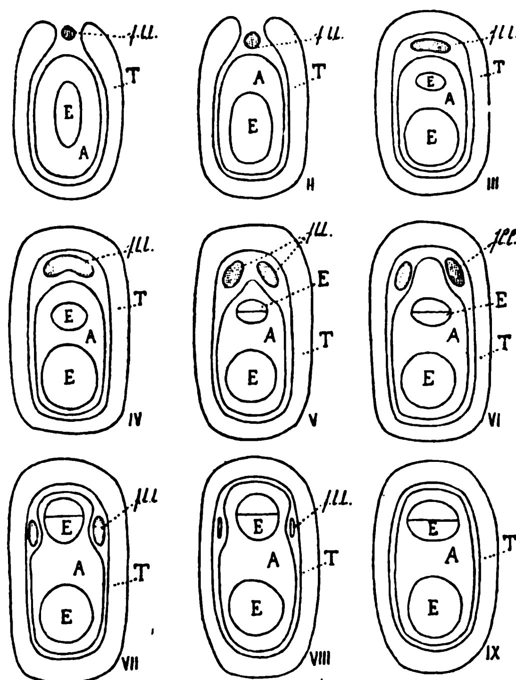


Fig. 153. — *Datura Stramonium* L. — Coupes transversales schématiques de la graine aux plans indiqués par la figure 152. E, embryon; A, albumen; T, tégument; *fll*, faisceau libéro-ligneux. Gr. : 10.

Sur le milieu des faces, ces cellules restent très surbaissées; au voisinage du hile au contraire, elles deviennent très hautes. C'est à ces dernières que nous nous sommes adressé, à cause, précisément, de leurs dimensions qui rend l'observation facile, pour suivre la formation des épaississements sur les parois internes et latérales. Il se forme d'abord sur ces parois un réseau à mailles aplaties transversalement; ces mailles sont ensuite comblées, à partir du bas, par l'apposition de nouvelles couches, et le réseau n'est bientôt plus

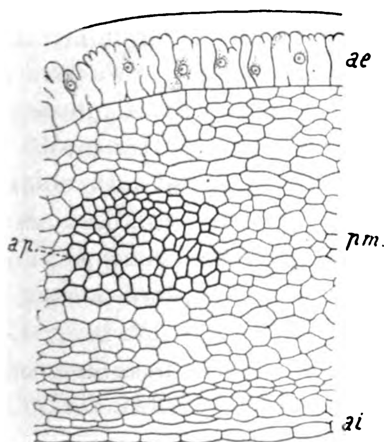


Fig. 154. — *Datura Stramonium* L. — Ornements de l'assise externe à un stade très jeune. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne; *pm*, partie moyenne; *ap*, appareil conducteur. Gr. : 200.

visible qu'à la partie supérieure de la cellule. Là, les mailles sont au contraire devenues plus profondes, se confondent avec les petites cavités de la paroi externe, et concourent à en-

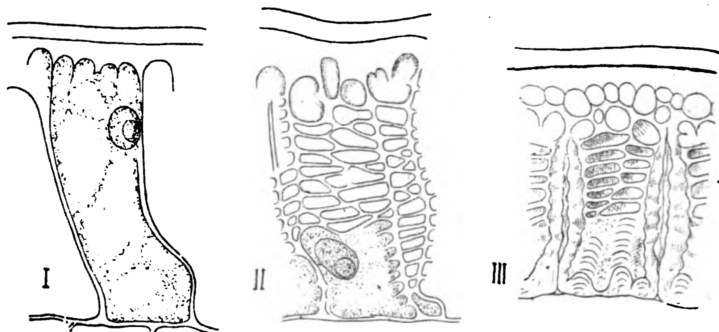


Fig. 155. — *Datura Stramonium* L. — Formation des épaississements dans l'assise externe du tégument séminal. G. : 200.

gendrer, sur cette paroi, des ponctuations nombreuses et serrées, qui donnent à l'ensemble une solidité remarquable. Les figures 155, I, II, III, montrent les différentes étapes de ces constructions.

Pendant ce temps, la partie moyenne a cédé son amidon, ses

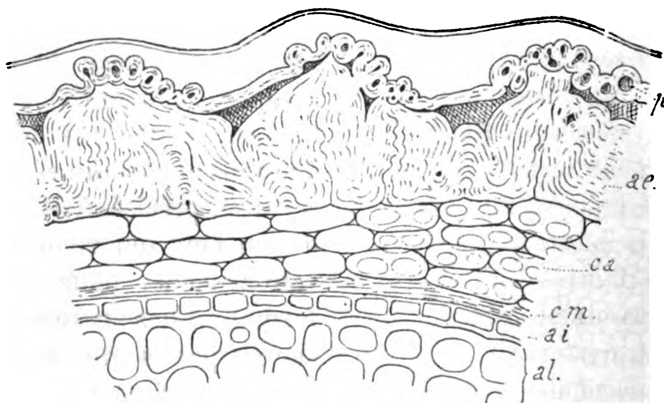


Fig. 156. — *Datura Stramonium* L. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *ca*, cellules aréolées. Gr. : 200.

éléments se sont arrondis, ont pris des méats, et les parois les plus voisines de l'assise digestive se sont agencées en couche membraniforme.

Dans la graine mûre, les trois parties fondamentales du tégument ovulaire se trouvent représentées (fig. 156). L'assise externe est la plus développée, les épaississements y sont très puissants et intéressent toutes les parois. Au centre, le lumen cellulaire est presque nul, réduit à un espace linéaire fortement coloré en brun foncé. Il est souvent difficile de retrouver les parois latérales, tellement est compacte la masse des épaississements; cependant, il est permis quelquefois de les déceler, grâce aux stries sinueuses, à direction radiale, qui représentent les premières couches épaissies, celles qui ont servi d'abord à combler le réseau latéral primitif.

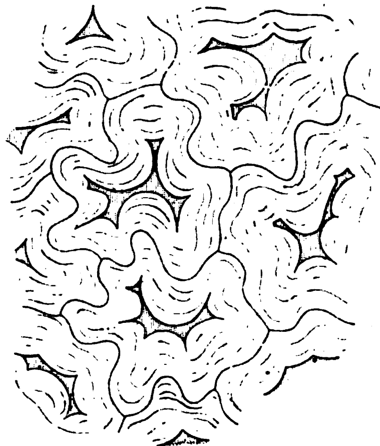


Fig. 157. — *Datura Stramonium* L. — Cellules de l'assise externe vues de face et par la base. Gr. : 200.

Les épaississements de la paroi externe ne sont pas homogènes; on peut y rencontrer trois couches. La plus interne, qui limite le lumen et circonscrit les petites cavités supérieures, se colore en vert dans la double coloration; LOHDE (1) et HARTWICH (2) la disent subérifiée. La couche moyenne plus épaisse et plus régulière est nettement cellulosique; enfin à l'extérieur on trouve une très mince cuticule.

Vues de face, les cellules de l'assise externe changent d'aspect selon la hauteur du plan de section. Les coupes représentées par les figures 157 et 158 passent l'une par la base, l'autre par le sommet de ces cellules. Dans ce dernier cas, on voit l'aspect tout particulier des cryptes, formées à la fois par l'irrégularité des premiers épaississements de la paroi externe, les mailles supérieures du réseau latéral et aussi par l'exagération des sinuosités au sommet de la cellule; en (*s*), ce dernier caractère est très visible.

(1) LODHE (G.), Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen (*Diss. inaug.*, Naumburg, 1874).

(2) HARTWICH CARL, Samenschale der Solanaceen (*Festschr. d. naturf. Ges. Zürich*, 1897, t. XLI, p. 366).

L'assise interne du tégument ovulaire persiste dans la graine mûre et contribue, au même titre que l'assise externe, à la protection des tissus de l'amande. En coupe transversale ses cellules sont rectangulaires, allongées, étroitement accolées à l'albumen. En coupe tangentielle, elles sont polygonales ; leurs parois sont généralement droites et d'épaisseur régulière (fig. 159).

La partie moyenne du tégument ovulaire n'est représentée

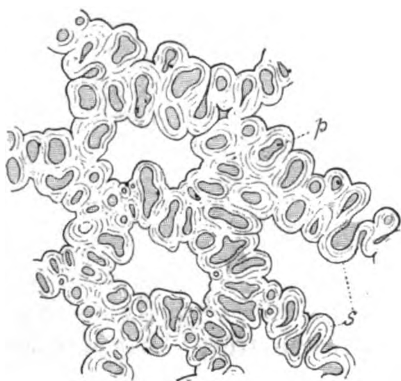


Fig. 158. — *Datura Stramonium* L. — Cellule de l'assise externe de face au niveau des ponctuations (*p*) ; *s*, sinuosités de la paroi ; *p*, ponctuations. Gr. : 200.

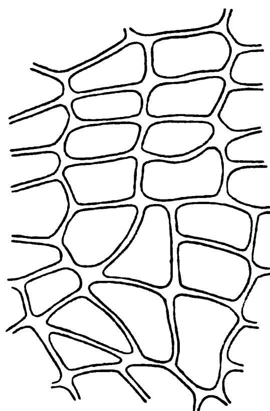


Fig. 159. — *Datura Stramonium* L. — Assise digestive de face. Gr. : 300.

que par la zone externe différenciée en une couche membraniforme épaisse et en un tissu de 3 ou 4 assises de cellules. Ces cellules sont ovoïdes ; au niveau de leurs méats et extérieurement, elles renfoncent leurs parois soit uniquement par de la cellulose, soit par une très légère couche de lignine. Il en résulte qu'en double coloration, ces cellules paraissent posséder de grosses aréoles représentées par les parties de leurs parois, plus minces, communes avec les cellules voisines (fig. 156, *ca*).

Dans la région du hile, les cellules de ce tissu voisines de la couche membraniforme sont à ce point lignifiées qu'elles constituent là un véritable îlot de sclérenchyme.

Les téguments séminaux des **Datura Tatula** L., **D. lævis** L. et **D. quercifolia** H.B.K. offrent les plus grandes analogies

avec celui du *D. Stramonium* L. Les cellules de l'assise digestive s'y présentent cependant avec des parois moins droites et irrégulièrement épaissies (fig. 160).

Les graines du **Datura ferox** L. sont plus grosses et de surface très bosselée. Ce dernier caractère se traduit dans la structure de l'assise externe du tégument ; ses cellules sont tantôt hautes et étroites, tantôt basses et plus larges, mais toujours très serrées les unes contre les autres. L'assise interne au contraire possède des cellules très régulières, carrées en section transversale, polygonales en coupe tangentielle, sensiblement plus petites que celles du *D. Stramonium* L. (fig. 161).

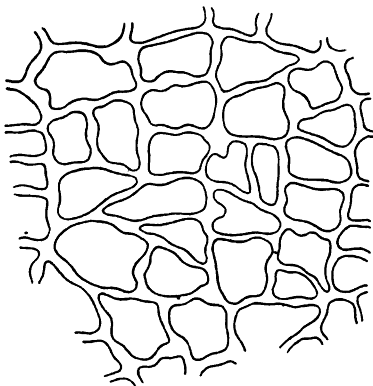


Fig. 160. — *Datura lævis* L. — Assise digestive de face. Gr. : 300.

Les **Datura Metel** L. et **D. meteloïdes** D. C. possèdent des graines encore plus volumineuses, mais de couleur moins foncée. L'étude de leurs téguments a donné lieu en général aux mêmes observations ; trois remarques sont particulièrement intéressantes.

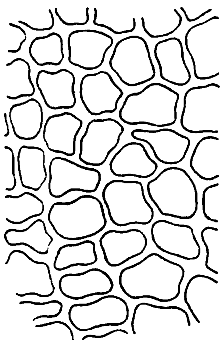


Fig. 161. — *Datura ferox* L. — Assise digestive de face. Gr. : 300.

La première concerne les épaississements des cellules de l'assise externe ; ils y apparaissent sous forme d'un réseau plus serré, aux mailles presque linéaires ; en outre, dans un stade très voisin de la maturité, ils s'adjoignent de nouvelles couches qui décrivent autour du lumen des stries presque circulaires (fig. 162). La deuxième réside dans un double étranglement que subissent les couches externes du tégument dans la région des bords, ce qui entraîne la formation d'un bourrelet circulaire, constant dans la graine adulte, situé dans le plan de symétrie (fig. 166). La troisième a trait à la formation d'une sorte de strophiole, expansion latérale du tégument au voisinage du funicule.

La figure 163 montre une moitié symétrique de cet organe à l'état jeune; il est alors constitué par un tissu mou, à cellules polyédriques, serrées, remplies d'amidon, tout à fait comparables à celles de la zone externe. Ce tissu naît du côté du raphé par prolifération des cellules de la zone même que nous venons de citer, en un point opposé au micropyle, ce n'est donc pas une caroncule. Dans les graines mûres (fig. 165), on peut voir cet appendice s'étendre le long du tégument dont il occupe environ le quart de la circonférence totale ; dans les coupes transversales (fig. 164) il présente trois lobes obtus à peu près égaux, ses cellules sont molles, arrondies, avec de nombreux méats. Quand la graine

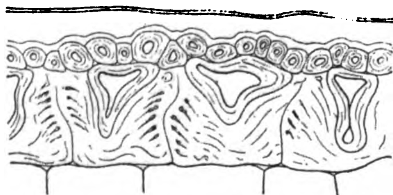


Fig. 162. — *Datura Metel* L. — Coupe transversale de l'assise externe du tégument séminal. Gr. : 200.

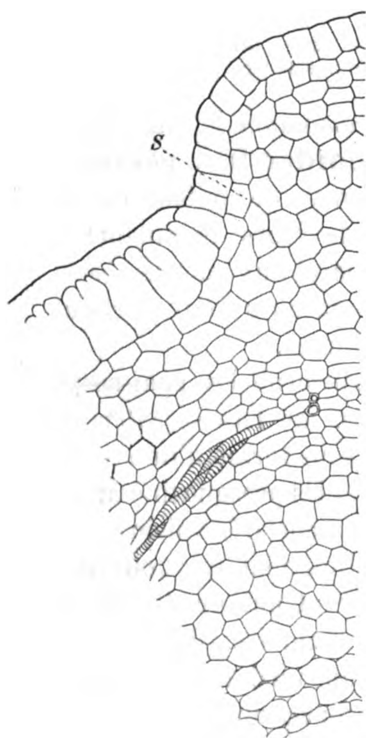


Fig. 163. — *Datura Metel* L. — Formation de la strophiole (S). Gr. : 160.

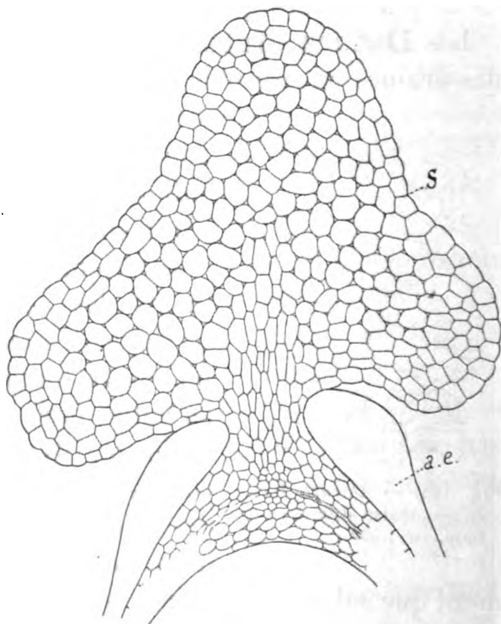


Fig. 164. — *Datura Metel* L. — Strophiole dans une graine adulte. *s*, strophiole; *ae*, assise externe du tégument. Gr. : 30.

se détache du fruit, la strophiole se dessèche, se contracte, et passe inaperçue ; mais souvent aussi elle tombe au moindre frottement.

L'appareil conducteur des *Datura ferox* L., *D. quercifolia* H. B. K., *D. Metel* L., *D. meteloides* D. C., ne se divise pas généralement par dichotomie comme celui des autres espèces étudiées. Pendant tout le cours du développement il reste courbé en croissant ; les éléments du bois, trachées ou vaisseaux, se distribuent dans son épaisseur d'après le type *angulinerve* de la feuille elle-même. Les figures 165 et 166 montrent cette disposition.

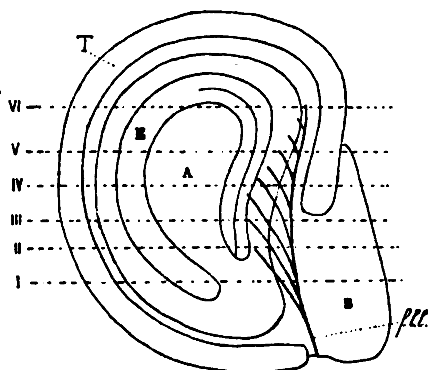


Fig. 165. — *Datura Metel* L. — Coupe longitudinale schématique de la graine, montrant la disposition de la strophiole (S) et du faisceau libéro-ligneux (*fll*). E, embryon ; A, albumen ; T, tégument. Gr. : 8.

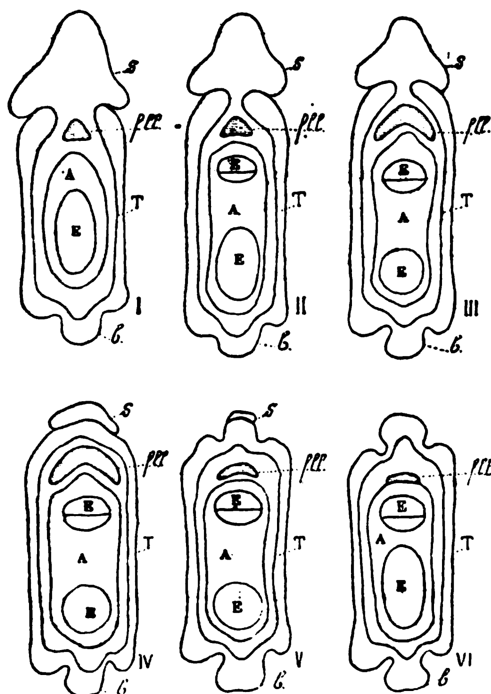


Fig. 166. — *Datura Metel* L. — Coupes transversales schématiques de la graine aux plans indiqués par la figure 165. E, embryon ; A, albumen ; T, tégument; *fll*, faisceau libéro-ligneux ; *s*, strophiole; *b*, bourrelet circulaire. Gr. : 8.

Hyoscyamus niger L. — Les assises externe et interne du tégument se différencient de très bonne heure, la première par un allongement tangentiel, la deuxième par un allongement radial de leurs éléments. Le contenu cel-

lulaire permet quelquefois difficilement de distinguer les deux zones de la partie moyenne; cependant la forme et l'orientation des cellules, aplaties dans la zone interne, nettement isodiamétriques dans la zone externe, témoignent toujours de cette différenciation générale (fig. 167).

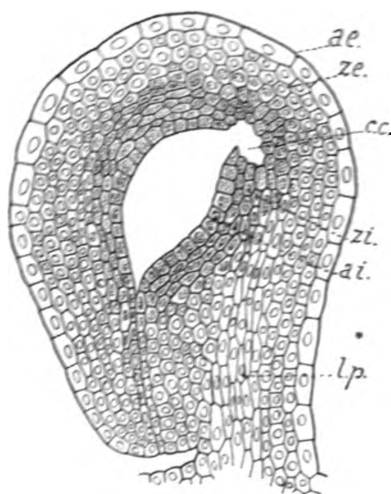


Fig. 167. — *Hyoscyamus niger* L. — Premières différenciations du tégument ovulaire. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *ze*, zone externe; *zi*, zone interne; *cc*, cavité chalazienne; *tp*, tissu de transport. Gr. : 210.

Aux stades qui suivent la fécondation, l'assise externe croît considérablement; les épaississements y apparaissent simultanément sur les parois internes et latérales; les cellules de l'assise interne s'allongent tangentiellement, et, dans les stades avancés, avant de prendre leurs formes définitives, s'aplatissent au point de devenir difficilement visibles.

Le tégument adulte présente une structure très simple. En coupe

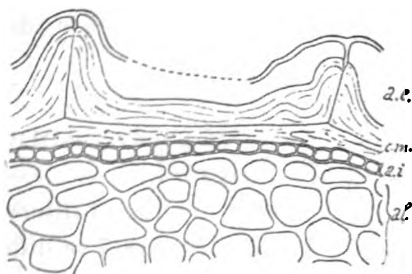


Fig. 168. — *Hyoscyamus niger* L. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen. Gr. : 200.

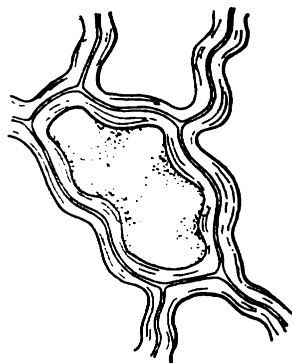


Fig. 169. — *Hyoscyamus niger* L. — Cellule de l'assise externe en coupe tangentielle. Gr. : 200.

transversale (fig. 168), il comprend : 1° l'assise externe formée de très grandes cellules, peu sinueuses de face (fig. 169), épaissies régulièrement sur leurs parois internes et sur la plus

grande hauteur de leurs parois latérales, tandis que la paroi externe reste mince, cellulosique, revêtue d'une fine cuticule ; 2° la couche membraniforme ; 3° l'assise digestive à éléments rectangulaires, polygonaux en coupe tangentielle (fig. 170), avec parois un peu ondulées, bleues dans la double coloration.

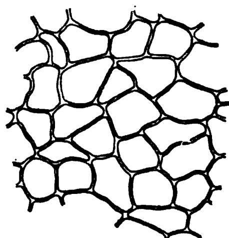


Fig. 170. — *Hyoscyamus niger* L. — Assise digestive, de face. Gr. : 300.

Le tégument séminal de l'**Hyoscyamus aureus** L. est tout à fait comparable à celui de l'*Hyoscyamus niger* L. Dans les graines de l'**Hyoscyamus albus** L., on remarque une oblitération partielle de l'assise interne. En coupe transversale, elle semble persister dans les espaces angulaires compris entre l'albumen et les replis du tégument ; mais dans les coupes tangentielles, nous n'avons jamais pu la retrouver avec les caractères qu'elle accuse si facilement chez l'*H. niger* L.

Physochlaina orientalis G. Don. (Syn. : **Scopolia orientalis** Dun.). — Bien avant la fécondation, l'assise externe et l'assise interne se trouvent différenciées : celle-ci par un allongement radial de ses éléments, celle-là par un allongement tangentiel. Les deux zones externe et interne, au contraire, ne sont bien nettes qu'au moment où la cavité chalazienne a entraîné l'isolement de l'assise digestive.

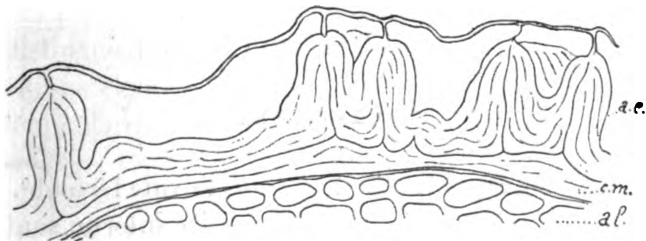


Fig. 171. — *Physochlaina orientalis* G. Don. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe ; *cm*, couche membraniforme ; *al*, albumen. Gr. : 200.

Deux phénomènes anatomiques sont surtout à signaler pendant le développement : 1° la taille démesurée que prennent les cellules de l'assise externe dès les premiers stades de l'accroissement ; 2° la résorption complète de l'assise digestive.

Le tégument adulte ne comprend donc que l'assise externe et des assises écrasées formant une couche membraniforme assez lâche. En coupe transversale, les cellules de l'assise externe sont grandes, fortement épaissies sur leur paroi interne et sur les deux tiers inférieurs des parois latérales. Les déformations résultant des sinuosités des cellules et du soulèvement par places de la paroi interne sont négligeables. La paroi externe cellulosique est recouverte par une mince cuticule (fig. 171). En coupe tangentielle (fig. 172), le fond de la cellule est parsemé de particules presque cristallines et de très petites granulations peu colorées.

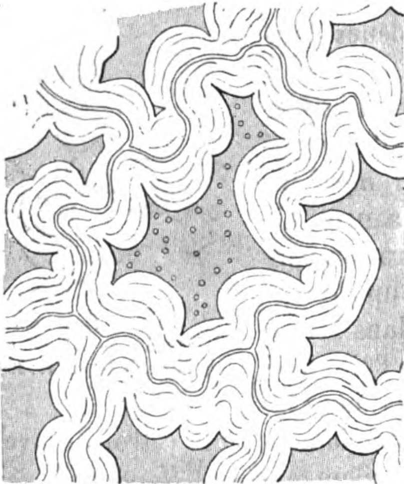


Fig. 172. — *Physochlaina orientalis* G. Don.. — Cellules de l'assise externe, de face. Gr 200.

Les téguments du **Scopolia carniolica** Jacq. et du **Sc. physaloides** Dun. n'ont pas présenté de différences. Les cellules de l'assise externe de cette dernière espèce seraient cependant plus petites vues de face, et plus hautes en coupe transversale.

CHAPITRE VII

CESTRINÉES

Cestrum Parqui L'Hérit. — Dans l'ovule fécondé, les cellules de l'assise externe et celles de l'assise interne sont allongées radialement; mais tandis que les premières conservent cette orientation jusqu'à la maturité, les secondes s'aplatissent au contraire tangentiellement.

La partie moyenne formée d'un nombre variable d'assises montre deux zones bien nettes. La zone interne est rapidement digérée ; la zone externe elle-même disparaît en partie

avant que les premiers épaississements se manifestent sur les parois de l'assise externe.

Ils y apparaissent sous la forme d'un réseau, aux mailles allongées transversalement, visible seulement à la partie inférieure des parois latérales (fig. 21).

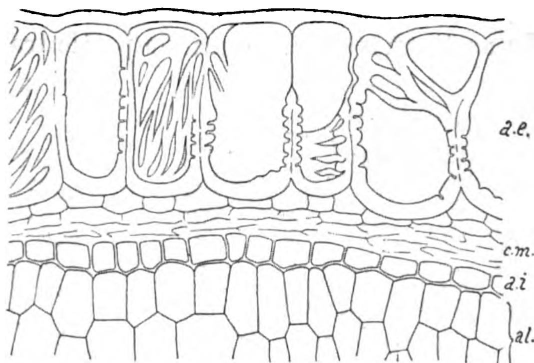


Fig. 173. — *Cestrum Parqui* L'Hérit. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen. G. : 200.

La structure du tégument adulte est assez spéciale (fig. 173). L'assise externe est formée de cellules, hautes en coupe transversale, rectangulaires et très peu sinueuses de face (fig. 174). Toutes leurs parois sont intéressées par des épaississements. Ceux-ci ne sont pas uniformes et conservent la trace du reticulum primitif sur lequel ils se sont déposés. A leur surface, on distingue des ponctuations étroites, lenticulaires, très allongées, toujours orientées dans une direction oblique et paraissant avoir un point d'origine commun situé, tantôt sur la paroi externe, tantôt sur la paroi latérale. Des portions notables de ces der-

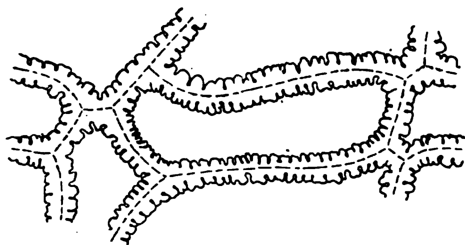


Fig. 174. — *Cestrum Parqui* L'Hérit. — Cellule de l'assise externe coupée tangentiellement à mi-hauteur. Gr. : 200.

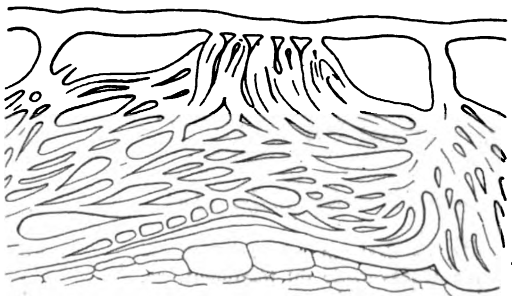


Fig. 175. — *Cestrum Parqui* L'Hérit. — Paroi latérale d'une cellule de l'assise externe. Gr. : 300.

nières parois peuvent ne pas présenter d'épaississements, comme le montrent les figures 175 et 176.

La partie moyenne, en grande partie transformée en couche

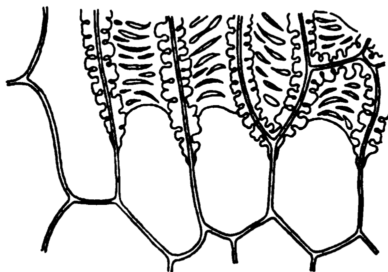


Fig. 176. — *Cestrum Parqui* L'Hérit. — Paroi externe de l'assise épidermique montrant la disposition des épaississements lignifiés. Gr. : 200.

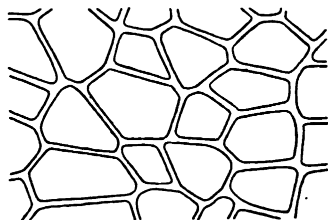


Fig. 177. — *Cestrum Parqui* L'Hérit. — Assise digestive, de face. Gr. : 300.

membraniforme, est représentée en outre à l'extérieur par quelques cellules arrondies, qui n'ont pas été oblitérées. Les éléments de l'assise interne, persistants, sont, en coupe transversale, carrés ou rectangulaires; en coupe tangentielle, grands, polygonaux, à parois le plus souvent droites et toujours régulièrement épaissies (fig. 177).

Cestrum roseum H. B. — Nous n'avons pas pu suivre le développement dans cette espèce, ni dans la suivante. L'assise interne du tégument adulte présente le même aspect que dans le *Cestrum*

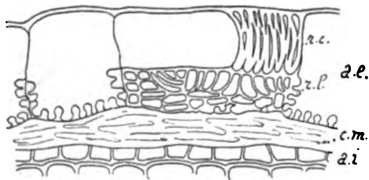


Fig. 178. — *Cestrum roseum* H. B. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *rc*, réseau cellulosique : *rl*, réseau lignifié. Gr. : 200.

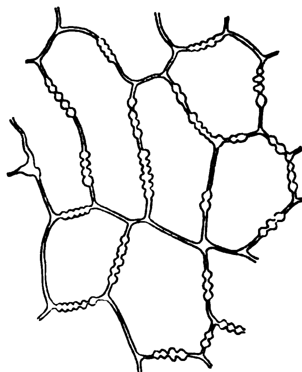


Fig. 179. — *Cestrum roseum* H. B. — Coupe tangentielle des cellules de l'assise externe, à mi-hauteur. Gr. : 200.

Parqui L'Hérit.; la couche membraniforme est plus réduite,

plus écrasée (fig. 178) ; dans l'assise externe, les réseaux d'épaississement sont de deux natures et de localisation bien distincte. A la base de la cellule, intéressant la paroi interne et le tiers inférieur environ des parois latérales, le réseau lignifié forme des mailles irrégulières séparées par des parois profondes et d'épaisseur régulière. A la partie supérieure des parois latérales, un réseau cellulosique, à mailles très étroites presque linéaires, est orienté verticalement et vient se fusionner avec le précédent. Il est localisé par plages sur les parois latérales, ainsi que l'attestent, dans la coupe tangentielle des parois, les petits renflements unis en courts chapelets (fig. 179).

Cestrum elegans Schlecht. — L'assise interne possède des

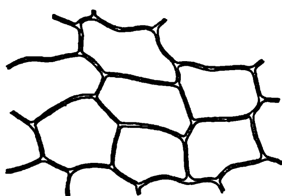


Fig. 180. — *Cestrum elegans* Schlecht. — Assise digestive, de face. Gr. : 300.

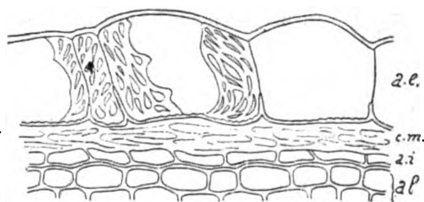


Fig. 181. — *Cestrum elegans* Schlecht. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen. Gr. : 200.

parois moins épaisses que chez les deux espèces précédentes (fig. 180). Comme dans le *C. roseum* H. B., la couche membraniforme est très resserrée. Dans l'assise externe, on distingue sur les parois latérales un réseau lignifié aux lignes moins épaisses (fig. 181 et 182).

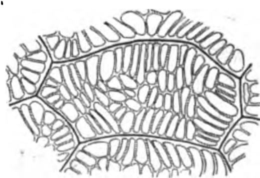


Fig. 182. — *Cestrum elegans* Schlecht. — Paroi interne d'une cellule de l'assise externe. Gr. : 210.

Nicotiana Tabacum L. — Il faut remonter au stade où l'ovule est réduit à une simple émergence pour noter les premières différenciations dans le tégument. Dès que les trois parties essentielles de cet organe sont constituées, on remarque, en effet, que l'assise externe et l'assise interne possèdent de

cellules de dimensions plus grandes et allongées tangentiellement. La chambre chalazienne est nulle et seulement représentée par une solution de continuité de l'assise digestive. La différenciation de la partie moyenne en zone externe et zone interne est difficile à observer, parce qu'elle se produit tardivement, au moment où l'assise interne est déjà isolée et fonctionne activement comme assise digestive : la zone interne, ne comptant d'ailleurs que deux ou trois assises, disparaît alors très vite (fig. 183). Durant le cours du développement, toutes les assises tégumentaires sont résorbées selon le processus général, il ne subsiste que l'assise externe et quelques travées cellulaires sans consistance.

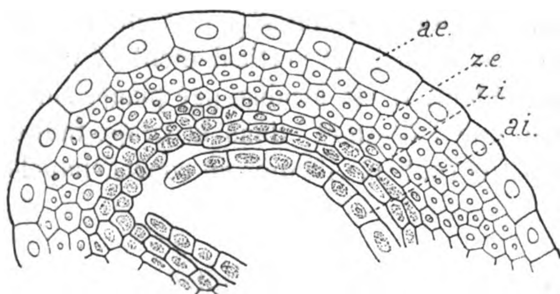


Fig. 183. — *Nicotiana Tabacum* L. — Coupe du tégument ovulaire au niveau de la chalaze. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *ze*, zone externe; *zi*, zone interne. Gr. : 210.

Les épaississements sont localisés sur les parois internes et latérales de l'assise externe ; ils y constituent une couche uniforme. Les cellules de cette assise sont très aplaties ; leurs parois externes, minces, s'affaissent dans l'intérieur du lumen ou disparaissent sous l'action des frottements les plus légers (fig. 184). De face, elles sont sinueuses ; leur cavité paraît parsemée d'une fine poussière brunâtre de granulations pigmentaires (fig. 185, IV).

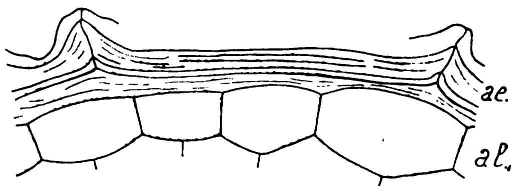


Fig. 184. — *Nicotiana Tabacum* L. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe; *al*, albumen. Gr. : 300.

Nous avons examiné un grand nombre d'espèces de *Nicotiana* : **Nicotiana acuminata** Hook., **N. affinis** Hort., **N. chinensis** Fisch., **N. gigantea** Hort., **N. glauca** Grah.,

N. glutinosa L., **N. Langsdorffii** Schrank., **N. longiflora** Cav., **N. noctiflora** Hook., **N. paniculata** L., **N. petiolaris** Schlecht., **N. plumbaginifolia** Viv., **N. rustica** L., **N. Sanderæ** (?)., **N. sanguinea** Link., **N. solanifolia** Walp., **N. sylvestris** Speg., **N. viscosa** Lehm.

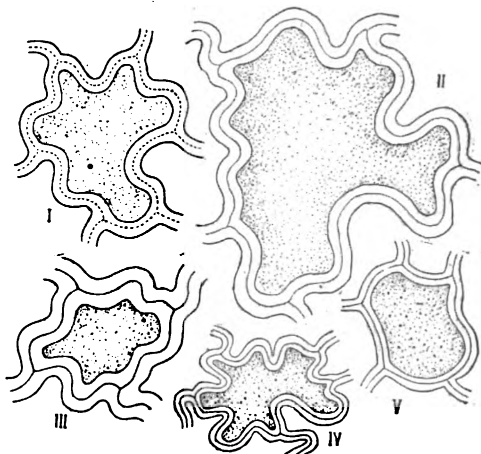


Fig. 185. — I, *Nicotiana plumbaginifolia* Viv.; II, *N. chinensis* Fisch.; III, *N. noctiflora* Hook.; IV, *N. Tabacum* L.; V, *N. paniculata* L. — Cellules de l'assise externe du tégument vues de face. Gr. : 130.

Le développement et la structure du tégument séminal présentent, dans toutes ces espèces, la même simplicité. En raison même de cette uniformité, la recherche de caractères différentiels est très laborieuse. Les téguments de toutes ces espèces ne se ressemblent cependant pas d'une façon absolue. Ainsi, les cellules de l'assise externe, examinées de face, dans une région de la graine toujours la même et assez distante du hile, sont très grandes dans les *N. chinensis* Fisch., *N. acuminata* Hook., *N. petiolaris* Schlecht., etc., plus petites du tiers au moins dans le *N. noctiflora* Hook. et le *N. paniculata* L. (fig. 185), etc. D'autre part, les sinuosités sont très accusées dans les *N. glutinosa* L., *N. Tabacum* L., etc., les parois sont à peine ondulées dans le *N. glauca* Grah., *N. affinis* Hort., etc. Les épaississements peuvent atteindre les parois latérales dans toute leur hauteur [*N. rustica* L. (fig. 186)], ou laisser à la partie supérieure de ces parois des portions minces plus ou moins étendues (*N. viscosa* Lehm., *N. paniculata* L.).

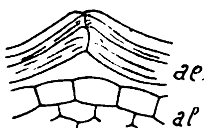


Fig. 186. — *Nicotiana rustica* L. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *al*, albumen. Gr. : 300.

Enfin, bien que ce ne soit pas un caractère propre au tégument, on peut faire appel aux dimensions de la section

transversale de la graine, pour différencier les espèces : le *N. chinensis* Fisch. et le *N. acuminata* Hook. ont une section assez grande (fig. 187), elle est au contraire très petite dans le *N. plumbaginifolia* Viv., intermédiaire dans le *N. Tabacum* L. Il est à remarquer que les dimensions des cellules de l'assise externe ne sont pas forcément corrélatives des dimensions de la section transversale. En effet, le *N. plumbaginifolia* Viv., qui possède la section transversale la plus petite parmi les espèces examinées, présente à l'assise externe des cellules de dimensions moyennes (fig. 185, I) et le *N. gigantea* Hort. qui possède une section moyenne, nous montre, en coupe tangentielle, des cellules aussi étendues que celles du *N. chinensis* Fisch (fig. 185, II).

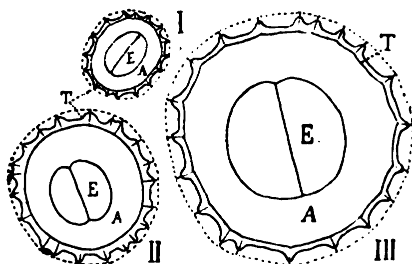


Fig. 187. — I. *Nicotiana plumbaginifolia* Viv.; II. *N. Tabacum* L.; III, *N. chinensis* Fisch. — Coupe transversale schématique de la graine. E, embryon; A, albumen; T, tégument. Gr. : 30.

CHAPITRE VIII

SALPIGLOSSIDÉES

Petunia nyctaginiflora Juss. — De bonne heure, on remarque une certaine hétérogénéité dans les assises tégumentaires de l'ovule. Les cellules de l'assise externe et celles de l'assise interne sont plus grandes que les cellules des assises moyennes et allongées tangentiellement. Les premières, pendant tout le cours du développement, conservent

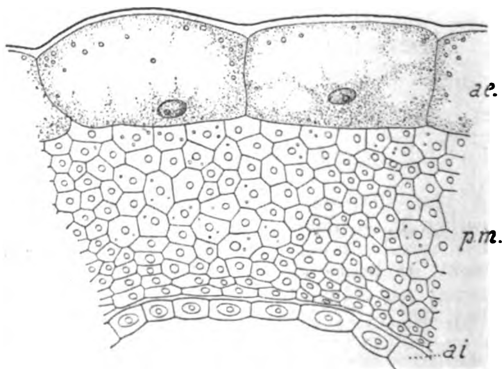


Fig. 188. — *Petunia nyctaginiflora* Juss. — Tégument séminal pendant l'accroissement. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *pm*, partie moyenne. Gr. : 300.

leurs grandes dimensions (fig. 188); les autres disparaissent dans les stades avancés. Le tégument adulte est très simple, comme celui des *Nicotiana*, réduit à l'assise externe. En coupe transversale (fig. 189), on voit que les épaississements occupent la paroi interne et la plus grande partie des parois latérales; en coupe tangentielle (fig. 190), les cellules apparaissent très peu sinueuses vers le bas; elles le sont davantage au sommet, où leurs parois latérales décrivent une ligne brisée caractéristique, avec de petits renflements au sommet des angles. La paroi externe cellulosique est ornée de fines ponctuations très serrées.

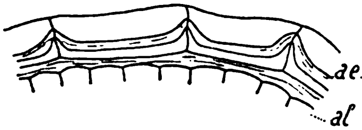


Fig. 189. — *Petunia nyctaginiflora* Juss. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe; *al*, albumen. Gr. : 200.

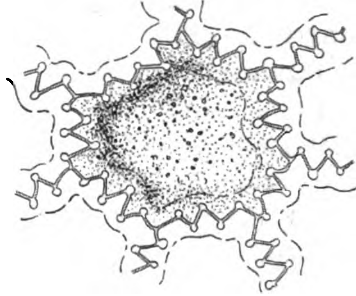


Fig. 190. — *Petunia nyctaginiflora* Juss. — Cellule de l'assise externe en coupe tangentielle. Gr. : 200.

Le tégument séminal du **Petunia violacea** Lindl. possède la même structure.

Nierembergia frutescens Dur. — Nous n'avons pas pu suivre le développement du tégument séminal de cette espèce. Adulte et en coupe transversale, il est uniquement représenté par l'assise externe (fig. 191); les cônes d'épaississement formés par l'adossement de deux parois latérales voisines sont trapus et régulièrement espacés. En coupe tangentielle (fig. 192), les cellules sont polygonales, leurs parois sont droites, perforées par de larges et rares canalicules. La

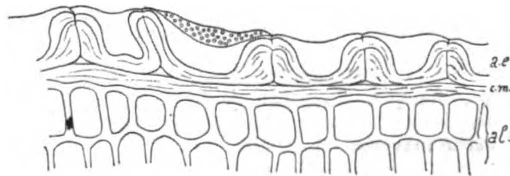


Fig. 191. — *Nierembergia frutescens* Dur. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen. Gr. : 300.

paroi externe cellulosique offre comme précédemment de très fines ponctuations.

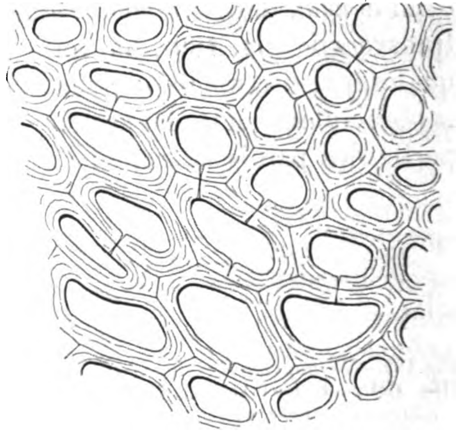


Fig. 192. — *Nierembergia frutescens* Dur. — Assise externe vue de face. Gr. : 250.

Schizanthus pinnatus R. et P. — A peine le tégument ovulaire est-il formé, qu'il présente nettement les trois parties essentielles que nous avons distinguées dans notre plan général. L'assise externe se différencie par la grande taille de ses cellules, allongées tangentiellement ; la partie moyenne forme deux zones, l'externe de 3 ou 4 assises, l'interne de 2 assises au plus ; l'assise interne possède des cellules plus grandes, allongées radialement.

Le tégument conserve cette disposition jusqu'au moment où les premières cellules d'albumen se constituent ; ensuite la cavité chalazienne courte et étroite disparaît ; l'assise digestive modifie l'orientation de ses éléments et la partie moyenne, sauf toutefois les 3 ou 4 assises voisines de l'assise digestive, se bourre littéralement d'amidon à grains très petits.

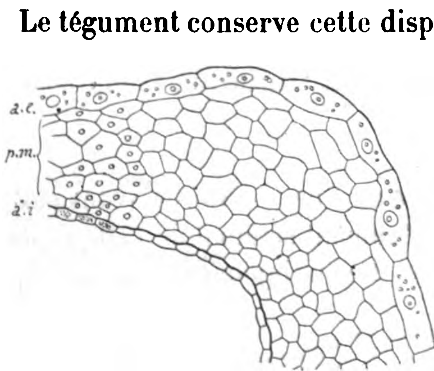


Fig. 193. — *Schizanthus pinnatus* R. et P. — Accroissement irrégulier de la zone externe. *ae*, assise externe ; *ai*, assise interne ; *pm*, partie moyenne. Gr. : 200.

Le fait capital de l'histoire du développement du tégument du *Schizanthus pinnatus* R. et P. réside dans une anomalie d'accroissement qui intéresse à la fois la zone externe et l'assise externe. La zone externe au lieu de s'accroître en couche uniforme autour de l'albumen, multiplie et agrandit ses éléments

par places (fig. 193) et engendre ainsi des masses cellulaires coniques, au sommet desquelles s'insèrent les parois latérales de l'assise externe (fig. 194). Les parois internes de celle-ci s'enfoncent dans les espaces laissés libres entre les cônes et prennent ainsi une disposition en cuvette, qu'elles conserveront jusqu'à la maturité.

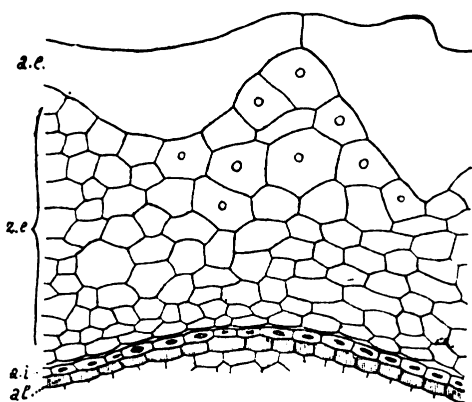


Fig. 194. — *Schizanthus pinnatus* R. et P. — Déformation de l'assise externe. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *ze*, zone interne; *al*, albumen. Gr. : 200.

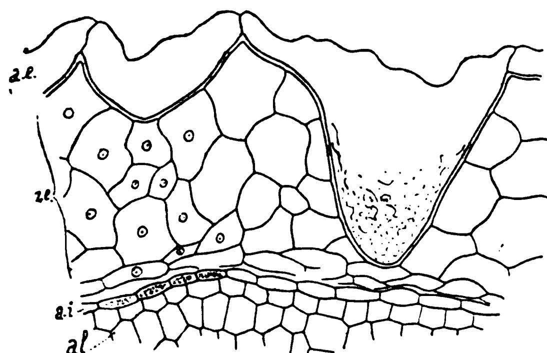


Fig. 195. — *Schizanthus pinnatus* R. et P. — Apparition des épaississements. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *ze*, zone externe; *al*, albumen. Gr. : 200.

La résorption du tégument se poursuit du côté interne, l'assise digestive s'oblitère, les premières couches d'épaississements apparaissent sur les parois internes de l'assise externe. L'albumen, sans modifier sa forme, arrive bientôt au contact du fond des cuvettes épidermiques (fig. 195); dans les derniers stades du développement, il vient se mouler

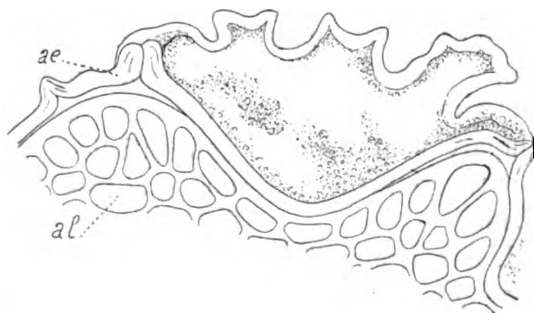


Fig. 196. — *Schizanthus pinnatus* R. et P. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe; *al*, albumen. Gr. : 200.

exactement dans l'enveloppe bosselée que lui constitue l'assise externe du tégument seule persistante.

La figure 196 représente la coupe transversale du tégument adulte; il est réduit à la paroi interne de l'assise externe épaissie; les parois externes et latérales sont généralement disparues. En coupe tangentielle (fig. 197), le fond de la cellule se trouve généralement tranché ; les parois latérales décrivent de très courtes sinuosités à la surface desquelles, à un très fort grossissement, on distingue des ornements en forme de mamelons (fig. 198).

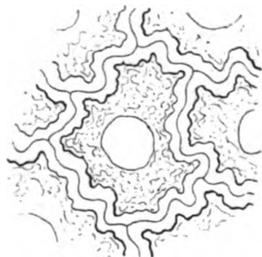


Fig. 197. — *Schizanthus pinnatus* R. et P. — Assise externe en coupe tangentielle. Gr. : 60.

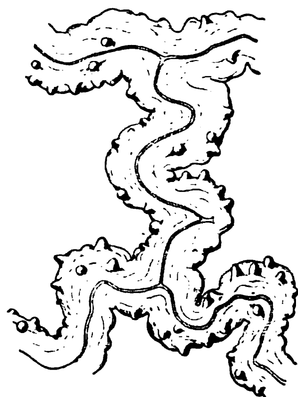


Fig. 198. — *Schizanthus pinnatus* R. et P. — Paroi latérale d'une cellule de l'assise externe vue en coupe tangentiellè. Gr. : 230.

Salpiglossis sinuata R. et P.— L'ovule est assez gros, son tégument comprend 8 à 10 assises cellulaires à peu près semblables. Les premières différenciations atteignent l'assise externe qui accroît considérablement la taille de ses éléments; leur forme en section transversale est variable, la plupart sont allongés tangentiellement, certains au contraire sont très étroits.

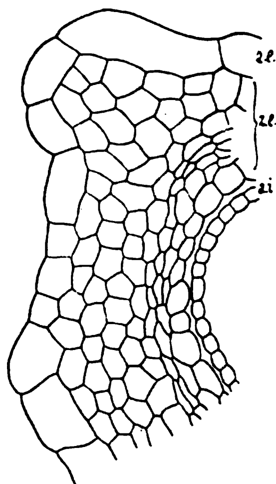


Fig. 199. — *Salpiglossis sinuata* R. et P. — Tégument au début de la maturation. *ae*, assise externe; *ai*, assise interne; *pm*, partie moyenne. Gr.: 200.

L'accroissement de l'ovule se fait beaucoup plus par une augmentation de volume des cellules du tégument que par multiplication; il se fait irrégulièrement, l'ovule se déforme

et lègue à la graine ces déformations. La phase de maturation permet de noter, d'abord, un écrasement particulier des cellules à la limite des deux zones de la partie moyenne (fig. 199); ensuite, l'apparition des épaississements de l'assise externe au moment où la zone interne vient de disparaître; enfin, la résorption totale de l'assise interne.

Le tégument de la graine adulte est con-

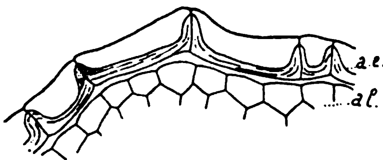


Fig. 200. — *Salpiglossis sinuata* R. et P. — Coupe transversale du tégument adulte. *ae*, assise externe ; *al*, albumen. Gr. : 200.

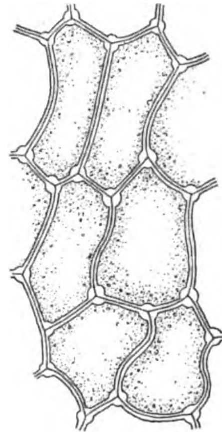


Fig. 201. — *Salpiglossis sinuata* R. et P. — Cellules de l'assise externe, de face. Gr. : 200.

stitué uniquement par l'assise externe. Les cellules sont très aplaties, épaissies seulement sur leurs parois internes (fig. 200). Au point de réunion de trois cellules, les épaississements remontent plus haut sur les parois latérales et engendrent des piliers coniques, qui soulèvent la paroi externe cellulosique et criblée de très fines ponctuations. La coupe tangentielle accuse des sinuosités presque nulles (fig. 201).

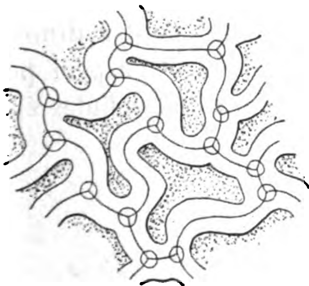


Fig. 202. — *Salpiglossis straminea* Hook. — Cellules de l'assise externe, de face. Gr. : 200.

Le tégument du **Salpiglossis straminea** Hook., comparable au précédent, possède à l'assise externe des cellules moins étendues et plus épaissies (fig. 202).

Browallia demissa L. — Au moment de la fécondation et pendant les premiers stades du développement, l'assise digestive se distingue seule par la grande taille de ses éléments. La cavité chalazienne est très réduite, les deux zones de la partie moyenne sont à peine perceptibles.

Toutes les cellules des assises tégumentaires concourent à l'accroissement en augmen-

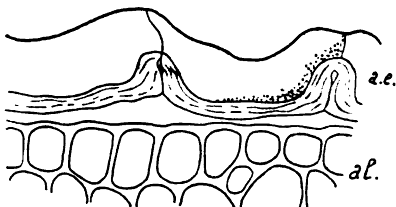


Fig. 203. — *Browallia demissa* L. — Coupe transversale du tégument séminal *ae*, assise externe; *al*, albumen. Gr. : 300.

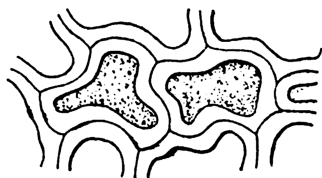


Fig. 204. — *Browallia demissa* L. — Cellules de l'assise externe vues de face. Gr. : 200.

tant de volume ; les cellules de l'assise digestive seules s'aplatissent graduellement, et, dans les stades avancés, finissent par disparaître.

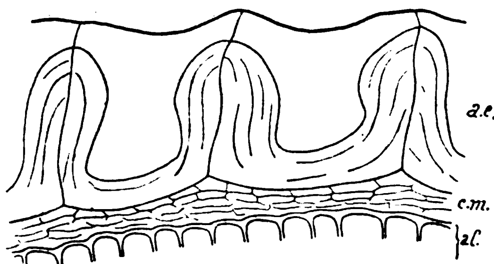


Fig. 205. — *Brunfelsia americana* L. — Coupe transversale du tégument. *ae*, assise externe; *cm*, couche membraniforme; *al*, albumen. Gr. : 170.

La structure du tégument adulte (fig. 203 et 204) s'écarte peu du type général des Salpiglossidées. Leurs petites dimensions et l'aspect peu recourbé de leurs parois donnent cependant aux cellules épidermiques, vues de face, un caractère particulier.

Nous avons étudié pareillement les téguments séminaux du **Browallia Czerwiaskowski** Warse et du **Browallia viscosa** H. B. K., mais nous n'avons pas trouvé de différences.

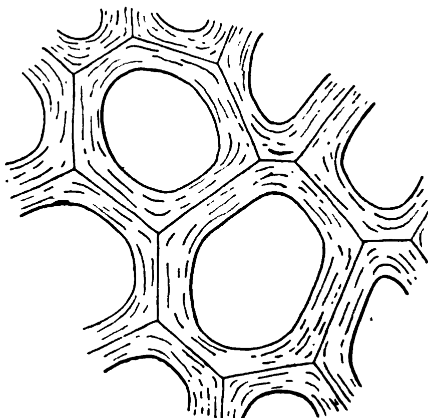


Fig. 206. — *Brunfelsia americana* L. — Assise externe de face. Gr. : 170.

Brunfelsia americana L. — Les graines de cette espèce sont les plus

grosses de toutes les Salpiglossidées que nous avons examinées. Malgré cela, le tégument atteint la même réduction du nombre de ses assises. Les cellules de l'assise externe sont grandes, épaissies sur les parois internes et latérales (fig. 205) ; de face, elles sont polygonales, à parois franchement droites (fig. 206).

Ce dernier caractère rapproche cette espèce du *Nieremberqia frutescens* Dur. et permet de considérer ces deux plantes comme deux exceptions remarquables dans toute la famille des Solanacées.

TROISIÈME PARTIE

CHAPITRE IX

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Le tégument ovulaire des Solanacées, unique et formant au début un tissu homogène, se différencie généralement au moment de la fécondation en trois parties fondamentales : une assise externe, une assise interne et une partie moyenne ; celle-ci à son tour en deux zones : zones interne et externe.

Nous avons montré comment cette division est en harmonie avec la théorie, déjà depuis longtemps admise, sur la nature morphologique de l'ovule.

Pendant le développement, les cellules de l'assise externe se multiplient peu ; elles grandissent et, dans les derniers stades, prennent des épaississements de nature et de forme variables, répartis diversement sur les parois internes, latérales et externes. Cette assise persiste toujours à la maturité ; ses parties minces, cependant, peuvent disparaître sous l'action des plus légers frottements (*Physalis*, *Hyoscyamus*, *Nicotiana*, *Petunia*, etc.), ou par gélification (*Lycopersicum*, *Cyphomandra*, *Salpichroa*, plusieurs *Solanum*) ; dans ce dernier cas nous assistons à la formation de « poils » de nature particulière. Il ne faut pas confondre ces simples épaississements cellulosiques des parois latérales des cellules externes, avec les dépendances épidermiques unicellulaires ou pluricellulaires, auxquelles on réserve plus spécialement le même nom. Ils n'ont pas la même valeur morphologique, c'est entendu ; mais leur rôle, leur aspect

particulier et surtout l'aspect qu'ils communiquent aux surfaces qu'ils revêtent permettent certainement cette assimilation de termes (1).

L'assise interne s'isole de bonne heure du reste du tégument ; le processus d'isolement commence à la chalaze, où les tissus tégumentaires sont déjà dissociés et creusés d'une cavité plus ou moins développée. Elle s'organise ensuite en assise digestive, et joue ce rôle pendant toute la période d'accroissement et les premiers stades de la maturation ; elle se résorbe ensuite dans certaines espèces ; dans la plupart, elle persiste, s'épaissit et concourt, au même titre que l'assise externe, à la protection des tissus de l'amande.

Il ne nous a pas été permis, comme à Guérin (2) au sujet des Gentianacées, d'établir une relation entre la persistance ou la résorption de l'assise digestive et d'autres caractères plus évidents et déjà connus de la famille. Dans une même tribu, certains genres la conservent, elle se résorbe dans d'autres. Dans le genre *Hyoscyamus*, elle est nettement visible dans l'*H. niger* L. et l'*H. aureus* L. ; nous n'avons pas pu la retrouver nettement dans les coupes tangentielles du tégument adulte de l'*H. albus* L.

Les caractères de l'assise digestive peuvent servir à s'assurer de la maturité des graines. Nous avons établi, en effet, que ses éléments, jusqu'aux stades ultimes de la maturation, sont minces, aplatis et très difficilement visibles et qu'après le développement complet de l'amande, ils changent pour ainsi dire brusquement d'aspect, s'épaississent et prennent la rigidité qui les rendra facilement reconnaissables en coupe transversale. Ce n'est donc que dans les graines mûres, qu'on retrouvera l'assise interne du tégument, avec les caractères spécifiques que nous avons précédemment décrits.

La zone interne de la partie moyenne est entièrement digérée. C'est dans son intérieur, dans la région chalazienne, que se forme,

(1) Néanmoins, il eût été préférable d'employer l'expression de « baguettes ». Nous avons simplement suivi l'exemple de quelques auteurs, en indiquant du reste la différence qui existe entre ces baguettes et les poils proprement dits.

(2) Guérin (P.), Recherches sur le développement et la structure anatomique des téguments séminaux des Gentianacées (*Journ. de Bot.*, Paris, 1904).

au début, une cavité que nous avons comparée à un haustorium et qui nous a paru creusée par une action chimique des antipodes. Ces derniers éléments joueraient ainsi un rôle digestif important, dans les premiers stades qui suivent la fécondation ; résorbés, ils transmettraient ce rôle à l'assise interne du tégument et celle-ci, à son tour, à l'assise externe de l'albumen.

Dans cet ordre d'idées, la part laissée à l'hypothèse se réduit beaucoup, si l'on ne perd pas de vue les observations antérieures de GUIGNARD (1), MOLLIARD (2), Mlle GOLDFLUS (3) et celles des nombreux auteurs (4) qui ont signalé la division des antipodes, l'organisation des cellules ainsi engendrées, en une assise tapissant partiellement la surface intérieure du nucelle ou du tégument et rappelant tout à fait, par cette disposition, ce que nous avons nommé « assise digestive ».

Nous n'avons jamais rencontré, à la chalaze, ni ailleurs dans l'épaisseur du tégument, de ces amas de cellules faiblement lignifiées, auxquels VAN TIEGHEM (5), à cause de leur rôle bien déterminé, de leur situation et de leur présence assez générale dans les jeunes graines, a donné le nom d'*hypostase*. Dans les graines des *Datura*, entre l'albumen et le faisceau libéro-ligneux, nous avons signalé un tissu de cellules sclèreuses, accompagnant ce faisceau dans tout son parcours et même se prolongeant plus loin que lui, jusqu'à la chalaze ; cette disposition même, et la différenciation tardive de ce tissu dans le cours du développement, ne nous ont pas permis de l'assimiler à une hypostase.

La zone externe grandit par multiplication de ses éléments et prend la forme et la taille qui seront celles de la graine adulte. Elle est en grande partie digérée pendant la matura-

(1) GUIGNARD (L.), Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes (*Bull. Soc. Bot. de France*, Paris, 1881, t. XXVIII, p. 197-201).

(2) MOLLIARD, Note sur le sort des cellules antipodes chez le Knautia arvensis Coult. (*Bull. Soc. Bot. de France*, Paris, 1895, t. XLII, p. 910).

(3) M[lle] GOLDFLUS, Du rôle de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées (*Journ. de Bot.*, Paris, 1898 et 1899).

(4) Voir à ce sujet le travail de P. GUÉRIN : Sur le sac embryonnaire et en particulier sur les antipodes des Gentianes (*Journ. de Bot.*, Paris, 1903, t. XVII).

(5) VAN TIEGHEM (PH.), Sur l'hypostase (*Ann. Sc. nat.*, 1903, 8[e] série, t. XVII, p. 354).

tion ; les parois de ses assises cellulaires les plus externes, résistent et s'agencent en « couche membraniforme ».

Nous avons signalé la présence d'oxalate de chaux pulvérulent dans certaines cellules de la zone externe et sa localisation, dans la graine mûre, à la limite externe de l'assise digestive. Remarquons ici, combien il est surprenant que nous n'ayons rencontré l'oxalate que dans le genre *Solanum*, et encore, dans les espèces de ce genre que nous avons rangées dans les groupes III, IV et V. Son rôle semble être celui d'un élément de rebut. Cette opinion ressort des observations suivantes : l'oxalate apparaît au moment où la digestion de la zone interne est presque consommée ; sa proportion augmente pendant la maturation ; il ne disparaît pas dans les cellules où il est une fois apparu ; enfin, à la maturité, il vient s'emprisonner entre deux assises de tissu mort, destinées à protéger la graine pendant sa vie latente, puis à être rejetées.

Au sujet des relations avec les organes voisins, l'étude du développement et de la structure du tégument séminal des Solanacées, n'apporte pas de notions nouvelles. Elle confirme celles qui sont depuis longtemps connues et permet même, de citer ce tégument comme un merveilleux exemple des règles générales, qui établissent, d'une part les rapports du nucelle et du tégument et, d'autre part, ceux du tégument et du péricarpe. On sait, en effet, que « les téguments sont ordinairement très minces quand le nucelle a un assez grand volume ; qu'au contraire, ils acquièrent une épaisseur relativement considérable, dans la plupart des cas où il en existe un seul autour d'un nucelle resté très petit » (1). On sait aussi, d'après l'une des conclusions de GODFRIN (2), que « les graines provenant d'un ovaire indéhiscent possèdent des téguments mous, que celles provenant d'un ovaire déhiscent ou d'une baie, ont au contraire les téguments plus ou moins solides ». GARCIN (3) a publié une intéressante étude histologique des fruits des Solanacées, qui sont des baies ou des capsules : de ce côté, nous

(1) DUCHARTRE, Éléments de Botanique. Paris, 1877, p. 692.

(2) GODFRIN (J.), Étude histologique des téguments séminaux des Angiospermes. Nancy, 1880.

(3) GARCIN, Sur le fruit des Solanacées (*Journ. de Bot.*, Paris, 1888, p. 108).

sommes donc suffisamment renseignés; le présent travail nous montre, en outre, que le tégument séminal de cette même famille est toujours solide ; par ces doubles résultats, la deuxième partie de la proposition de GODFRIN se trouve solidement étayée.

D'après ce qui précède, on voit que le tégument d'une graine adulte de Solanacée, au maximum de complexité, comprend une assise externe et une assise interne correspondant aux mêmes assises du tégument ovulaire, et, la couche membraniforme, seul vestige de la partie moyenne. Au maximum de réduction, le tégument séminal comprend seulement l'assise externe. Dans les deux cas, nous sommes loin des cinq couches cellulaires : protectrice, tuméfiable, pigmenteuse, azotée et enfin à éléments sans différenciation, que NOBBE (1) distingue dans les spermodermes les plus complexes.

En prenant pour base ces degrés successifs de réduction, la forme des épaississements dans les assises externe et interne, la présence de poils ou d'oxalate de chaux, on peut grouper les genres que nous avons étudiés comme l'indique le tableau I.

On trouvera plus haut, tous les détails anatomiques qui, dans certains cas, permettent d'établir des différences parmi les espèces d'un même genre. Nous donnons cependant ici, sous forme d'un tableau analogue au précédent, un résumé synoptique des principaux caractères des espèces du genre *Solanum* (tableau II).

Le tableau III renferme les mêmes espèces du genre *Solanum* classées d'après de CANDOLLE (2). On peut remarquer que beaucoup d'entre elles se trouvent groupées à peu près comme elles le sont dans le tableau II ; par exemple, les *Solanum nigrum* L., *S. gracile* Otto, *S. miniatum* Bernh., *S. villosum* Moench., *S. rubrum* L., *S. flavum* Kit. ; les *Solanum septemlobum* Bunge, *S. radicans* L., *S. Dulcamara* L., *S. jasminoides* Paxt. ; les *S. nemorense* Dun., *S. ciliatum* Lam., *S. atropurpureum* Schrank., *S. aculeatissimum* Jacq. ; les *S. Zuccagnianum*

(1) NOBBE, Handbuch der Samenkunde. Berlin, 1876, p. 73.
(2) DE CANDOLLE (A.), Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1852, t. XIII, p. 28.

Tableau I. — **SOLANACÉES.**

Classification des principaux genres, d'après les caractères histologiques du tégument séminal.

- Assise digestive persistante.
  - Bandes longitudinales d'épaississement sur les parois latérales.
    - Poils.
      - Cellules de l'assise digestive à parois minces, droites.
        - Base des poils renflée .... *Lycopersicum.*
        - Base des poils non renflée .... *Salpichroa.*
      - Cellules de l'assise digestive spéciales .... *Cyphomandra.*
      - .... certains *Solanum.*
    - Pas de poils.
      - .... certains *Solanum.*
      - Bandes courtes et épaissies sur les parois latérales .... *Capsicum.*
      - Bandes fines sur les parois latérales. *Acnistus.*
  - Épaississements en réseau sur les parois latérales (visibles seulement dans les jeunes graines).
    - Lumen des cellules épidermiques presque nul .... *Datura.*
    - Lumen des cellules épidermiques très grand .... *Cestrum.*
  - Parois latérales lisses à leur partie supérieure.
    - .... *Physalis.*
    - .... *Saracha.*
    - .... *Withania.*
    - .... *Hyoscyamus.*
    - .... *Atropa.*
  - Paroi externe de l'assise épidermique épaisse.
    - Bandes longitudinales sur les parois latérales .... *Dictyocalyx.*
    - Parois latérales lisses .... *Nicandra.*
- Assise digestive non persistante.
  - Paroi externe mince (souvent disparue dans les graines adultes).
    - Cellules de l'assise externe, vues de face, à parois plus ou moins sinueuses.
      - Cellules grandes, avec forts épaississements.
        - .... *Lycium.*
        - .... *Solandra.*
      - Cellules petites avec épaississements moindres.
        - Cellul. plus sinueuses à la base .... *Nicotiana.*
        - Cellul. plus sinueuses au sommet .... *Petunia.*
        - Cellules en forme de cuvette .... *Schizanthus.*
        - Cellules à piliers angulaires .... *Salpiglossis,*
        - Cellules petites très épaissies .... *Browallia.*
    - Mêmes cellules, à parois droites.
      - .... *Nierembergia.*
      - .... *Brunfelsia.*

Tableau II. — **Genre SOLANUM (Espèces étudiées).**

	Groupe			Espèces		Pages
Poils externes. — Pas d'oxalate de Ca.	*Groupe I.* Cellules de l'assise digestive régulières, à parois droites et peu épaissies.			S. *Tomatillo* Phil.	Base des poils spéciale	57
				S. *racemiflorum* Dun.	—	57
				S. *frutescens* A. Br	—	57
				S. *viride* R. Br.	—	57
				S. *tuberosum* L.	—	58
	Groupe II. Cellules de l'assise digestive de dimensions comparables, épaissies et pourvues d'ornements variables.	Poils longs.		S. *Seaforthianum* And., S. *jasminoides* Paxt.	Assise digestive spéciale	59
		Poils courts.		S. *septemlobum* Bunge., S. *Dulcamara* L.	Assise digestive spéciale	59
				S. *repens* Dun.	—	62
				S. *rudicans* L.	—	62
		Poils longs ou courts.		S. *hystrix* R. Br., S. *villosum* Moench., S. *polyacanthos* Lam., S. *flavum* Kit., S. *rubrum* L.	—	62
				S. *nigrum* L., S. *cornutum* Lam., S. *gracile* Otto, S. *flavescens* Dun. S. *miniatum* Bernh.	—	63
		Pas de poils =		S. *laciniatum* Ait.	—	66
Pas de poils externes. — Oxalate de Ca.	*Groupe III.* Cellules de l'assise digestive de dimensions variables et irrégulièrement épaissies.			S. *verbascifolium* L.	Assise externe spéciale	66
				S. *lanceolatum* Cav.	—	68
				S. *carolinense* L.	—	68
				S. *glaucum* Dun.	—	69
				S. *aureum* Humb.	—	71
				S. *rostratum* Dun.	—	71
				S. *heterodoxum* Dun.	—	72
				S. *sodomæum* L.	—	72
				S. *acanthodes* Hook., S. *aculeatum* Warsz., S. *Richardi* Dun., S. *sisymbrifolium* Lam., S. *pocote* ?, S. *Warszewiczioides* Hort.	—	74
	Groupe IV. Cellules de l'assise digestive de dimensions variables, mais à épaississements à peu pr. réguliers. — Cellules de l'assise externe, hautes sur les bords, basses sur le milieu des faces.	Cellules du milieu des faces pas trop surbaissées.	Parois latérales fortement épaissies.	S. *glutinosum* Dun.		75
				S. *indicum* L.		75
				S. *esculentum* Dun		75
				S. *nodiflorum* Desv.		75
			Parois latérales minces.	S. *Capsicastrum* Link.		79
				S. *pseudo-Capsicum* L. D.		79
				S. *Hendersoni* Hort.		79
		Cellules du milieu des faces très surbaissées.	Épaissies.	S. *æthiopicum* L.		78
				S. *macrocarpum* L.		78
				S. *quercifolium* L.		78
				S. *Zuccagnianum* Dun.		78
			Peu épaissies.	S. *Gilo* Radd.		77
				S. *pomiferum* Cav.		77
				S. *Lobelii* Ten.		77
				S. *Pierreanum* Paill. et Bois.		77
	Groupe V. Cellules de l'assise digestive de forme et de dimensions comparables mais tr. irrégulièrement épaissies. Aile membraneuse sur les bords.	Bandes anastomosées sur les parois latérales de l'assise externe.		S. *atropurpureum* Schrank.		80
				S. *nemorense* Dun.		80
				S. *paniculatum* L.		80
		Membrane ponctuée sur les parois latérales de l'assise externe.		S. *ciliatum* Lam. (var. *macrocarpum*)		81
				S. *Dens-elephantis* Hort.		81
				S. *sordidum* Sendt.		81
				S. *aculeatissimum* Jacq., (pas d'aile).		81

Tableau III. — Genre SOLANUM, d'après de Candolle (1).
(Espèces étudiées.)

Section				Espèces
Sect. I. — Pachystemonum.	Tuberarium.	Potatoe		*Solanum tuberosum* L.
		Pterophyllum		S. *repens* Dun.
	Morella.	Morellæ veræ.		S. *nodiflorum* Desv., S. *memphiticum* J. F., S. *guineense* Lam., S. *nigrum* L., S. *oleraceum* Dun., S. *suffruticosum* Schousb., S. *gracile* Otto, S. *flavum* Kit., S. *miniatum* Bernh., S. *rubrum* L., S. *villosum* Moench.
	Dulcamara.	Polybotryon.		S. *Seaforthianum* And.
		Dulcamara.		S. *laciniatum* Ait, S. *aviculare* Forst, S. *quercifolium* L., S. *septemlobum* Bunge, S. *radicans* L., S. *Dulcamara* L., S. *jasminoides* Paxt.
	Micranthes.	Anthoresis.		S. *glaucum* Dun., S. *aureum* Humb., S. *verbascifolium* L.
		Anthopleuris.		S. *Capsicastrum* Link., S. *pseudo-Capsicum* L. D.
Sect. II. — Leptostemonum.	Euleptostemonum.	Graciliflora		S. *viride* R. Br., S. *polyacanthos* Lam.
		Juripeba		S. *nemorense* Dun.
		Acanthophora.	Psilocarpa.	S. *ciliatum* Lam., S. *atropurpureum* Schrank., S. *aculeatissimum* Jacq.
			Lasiocarpa.	S. *flavescens* Dun.
	Torvaria			S. *paniculatum* L.
		Oliganthes		S. *hystrix* R. Br., S. *carolinense* L., S. *indicum* L., S. *macranthum* Dun. (pour S. *acanthodes* Hook.)
	Asterotrichotum.	Cryptocarpum		S. *Richardi* Dun., S. *sisymbrifolium* Lam., S. *cornutum* Lam.., S. *rostratum* Dun., S. *heterodoxum* Dun.
		Mogenoplum		S. *sordidum* Sendt., S. *glutinosum* Dun., S. *lanceolatum* Cav.
		Melongena.	Lycopersicocarpon.	S. *Zuccagnianum* Dun., S. *racemiflorum* Dun., S. *Gilo* Radd., S. *æthiopicum* L.
			Brachylobus.	S. *macrocarpum* L., S. *esculentum* Dun., S. *Lobelii* Ten., S. *sodomæum* L.

(1) Quelques espèces, dont nous avons étudié le tégument séminal, ne se trouvent pas dans de Candolle et ne figurent pas dans ce tableau. Quelques-unes ont été déterminées postérieurement à la publication du *Prodromus* (*Solanum Tomatillo* Phil., *S. Pierreanum* Pail. et Bois, *S. opacum* A. Br., *S. frutescens* A. Br.,); d'autres sont des espèces simplement horticoles (*S. Warzewiczioides* Hort., *S. Dens-elephantis* Hort., *S. Hendersoni* Hort.); d'autres enfin ne sont que des variétés du *S. nigrum* L. (*S. chlorocarpum* Schur., *S. americanum* Mill.). Le *S. acanthodes* Hook., d'après Hooker lui-même (Curtis's Botanical Magazine, vol. XXXIII, 3e série, tab. 6283), est le plus proche parent du *S. macranthum* Dun., que nous citons ici.

Dun., *S. Gilo* Radd. ; *S. æthiopicum* L., *S. macrocarpum* L., *S. Lobelii* Ten., etc.

D'autre part, on s'explique difficilement pourquoi la structure du tégument séminal éloigne de leurs groupes naturels, certaines espèces, telles que les *S. cornutum* Lam., *S. raceniflorum* Dun., *S. quercifolium* L., *S. hystrix* R. Br.

Quel profit la taxinomie peut-elle tirer de nos observations? Envisagée dans ses grandes lignes, la structure du tégument adulte permet d'abord de dégager, parmi les genres des Solanacées, certains types bien nets, par exemple les genres *Lycopersicum*, *Physalis*, *Capsicum*, *Nicandra*, *Datura*, *Cestrum*, *Nicotiana*. D'autres genres, *Cyphomandra, Acnistus*, *Saracha*, *Salpichroa*, *Petunia*, présentent généralement avec les précédents, des liens de parenté assez étroits et ne peuvent être individualisés, que par un ensemble de caractères secondaires.

D'après la même structure anatomique, on voit que le *Dictyocalyx quadrivalvis* Hook., ne peut être rangé dans les *Nicotiana*, pas plus que l'*Acnistus arborescens* Schlecht., ne peut s'appeler *Atropa arborea* Willd. ; qu'il n'y a pas lieu d'employer les noms de *Physochlaina orientalis* G. Don et de *Withania somnifera* Dun., préférablement à ceux de *Scopolia orientalis* Dun. et de *Physalis flexuosa* L. ; qu'on ne peut pas, enfin, conclure à l'identité spécifique du *Solanum aviculare* Forst. et du *Solanum laciniatum* Ait., comme le veut l'index de Kew (1).

D'autre part, la connaissance de la structure du tégument séminal dans le genre *Solanum*, nous autorise à présenter quelques données, propres à éclaircir le problème de la répartition des trop nombreuses espèces de ce genre, entre des genres voisins beaucoup plus pauvres. Ainsi, les espèces du groupe I pourraient rentrer dans le genre *Lycopersicum*; celles du groupe IV, dans le genre *Capsicum*. Le *Solanum nigrum* L. pourrait être pris pour type du genre *Solanum* proprement dit et réunir, autour de lui, les espèces des groupes II et III. Enfin, si les autres caractères généraux de la plante le permettent, on pourrait créer un genre spécial pour les espèces du groupe V.

(1) A moins qu'une erreur d'étiquette, qu'il nous a été impossible de contrôler, ait été commise dans le lieu d'origine de nos échantillons.

qui par l'aspect extérieur de la graine ailée et la structure anatomique du tégument, s'écartent nettement de tous les autres genres des Solanacées.

En définitive, si le développement est sensiblement le même, la structure du tégument séminal adulte de cette famille présente des différences intéressantes. Appliquant au tout ce qui est vrai pour la partie, nous pouvons ajouter que les ovules et les jeunes graines, pendant tout le temps qu'elles restent fixées au placenta, sont semblables, mais que la structure de la graine adulte est fort variable. De cette proposition découle naturellement cette idée générale, appelée, à notre avis, à se confirmer au fur et à mesure que l'investigation sera plus profonde et plus minutieuse : à savoir, que la graine, en se séparant de la plante mère, emporte avec elle un certain nombre de caractères propres à l'espèce, dont elle constitue, à ce moment même, un nouvel individu.

Les résultats fournis par un champ d'expérience limité à deux assises cellulaires, considérées en coupe transversale et tangentielle et à divers niveaux de leur hauteur, démontrent suffisamment, que, malgré leur simplicité de structure, les téguments séminaux des Gamopétales, sont loin de constituer un sujet d'études superflues. L'étude du tégument séminal des Solanacées en particulier, nous a permis de résoudre la plus grande partie des questions que nous nous étions posées au début de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

Bachmann (E. T.), Darstellung der Entwickelungsgeschichte und des Baues der Samenschalen der Scrofularineen. *Nova acta der K. Leopoldina-Carolina Deutschen Akademie der Naturforscher*. Halle, 1881, Bd. XLIII.

Bentham et Hooker, Genera plantarum. Londoni, 1873-1876, t. II.

Berg Otto, Anatom. Atlas zur pharmaz. Waarenkunde. Berlin, 1865.

Bertrand (C. E.), Étude sur les téguments séminaux des Gymnospermes. *Ann. Sc. nat.*, 1878, 6e série, t. VII, p. 71.

Bochmann (Félix), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte offizineller Samen und Früchte. *Inaug. Dissert.*, Bern, 1901.

Bolles Lee et F. Henneguy, Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique. Paris, O. Doin, édit., 1896.

Brandza, Développement des téguments de la graine. *Rev. gén. de Bot.*, Paris, 1891, t. III.

Briosi Giov. et Gigli Torquato, Intorno alla struttura anatomica ed alla composizione chimica del frutto del Pomodoro (Lycopersicum esculentum Mill.) *Rendi c. delle sess. della R. Acad. delle scienze dell Ist. di Bologna*, 1889, p. 59-64.

Brongniart (Ad.). Sur la génération et le développement de l'embryon dans les plantes phanérogames. *Ann. Sc. nat.*, 1827, 1re série, t. XII, p. 143.

Id. Note sur un cas de monstruosité des fleurs de Primula sinensis. *Ann. Sc. nat.*, 1834, 2e série, t. I, p. 308-310.

Id. Examen de quelques cas de monstruosités végétales propres à éclairer la structure du pistil et l'origine des ovules. *Ann. Sc. nat.*, 1844, 3e série, t. II, p. 20-32.

Candolle (A. P. de), Organographie végétale. Paris, 1827, t. II, p. 74-75.

Candolle (A. de), Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1852, t. XIII.

Caspary, Vergrünungen der Blüthe des weissen Klees. *Schrift d. physik. œkonom. Gesellsch. Kœnigsb.*, 1861, II, p. 51-72.

Celakowski, Vergrünungsgeschichte der Eichen von Alliaria officinalis. *Bot. Zeit.*, Leipzig, 1875. — Zur Discussion über die Eichen. *Bot. Zeit.*, Leipzig, 1875.

Chalon (J.), La graine des Légumineuses. Mons, 1875.

Chatin (Joh.), Études sur le développement de l'ovule et de la graine. *Ann. Sc. nat.*, 1874, 5e série, t. XIX.

Cordonnier (E.), Réactif combiné pour la double coloration en histologie végétale. *Bull. d. Sc. pharm.*, Paris, 1902, t. V, p. 379.

Cramer, Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien. Zurich, 1864.

Duchartre, Éléments de Botanique. Paris, 1867, et 1877.

Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. Leipzig, 1895.

Fluckiger (F. A.), Lehrbuch der Pharmakognosie des Pflanzenreiches. Berlin, Gaertner, 1867.

Gaertner (Jos.), De Fructibus et seminibus plantarum. Stutgardiæ, 1878, I, p. lviii.

Garcin, Sur le fruit des Solanacées. *Journ. de Bot.*, Paris, 1888.

Gigli Torquato (Voy. Briosi Giov. et Torquato Gigli).

Godfrin (J.), Étude histologique des téguments séminaux des Angiospermes. Nancy, 1880.

Goebel, Entwickelungsgeschichte, 1882, p. 407.

Goldflus (Mlle), Du rôle de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. *Journ. de Bot.*, Paris, 1898 et 1899.

Guérin (P.), Recherches sur le développement du tégument séminal et du péricarpe des Graminées. *Ann. Sc. nat.*, 1899, t. IX, p. 1-60.

Id., Développement de la graine et en particulier du tégument séminal de quelques Sapindacées. *Journ. de Bot.*, Paris, 1901, t. XV.

Id., Sur le sac embryonnaire et en particulier sur les antipodes des Gentianes. *Journ. de Bot.*, Paris, 1903, t. XVII.

Id., Recherches sur le développement et la structure anatomique du tégument séminal des Gentianacées. *Journ. de Bot.*, Paris, 1904.

Guignard (L.), Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1881, t. XXVIII, p. 197-201.

Id., Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. *Journ. de Bot.*, Paris, 1893.

Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Iena, 1887.

Id., Die Klebschicht des Gras-Endosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe. *Berichte der deutsch. Bot. Gesell.*, Berlin, 1890, p. 40.

Hanausek, Ueber die Samenhautepidermis der Capsicumarten. *Berichte der deutsch. Bot. Gesell.*, 1888, Bd. VI, p. 329-332.

Hartwich Carl, Samenschale der Solanaceen. *Festschr. d. naturf. Ges.*, Zurich, 1897, t. XLI, p. 366.

Hartwich (E.), Ueber die Epidermis der Samenschale von Capsicum. *Pharm. Post.*, Wien, 1894.

Harz (C. O.), Verholzungen bei höher. Pflanzen, speziell über das Vorkommen von Lignin in Samenschalen. *Botanisches Centralblatt*, Cassel, 1885, Bd. XXIV, p. 90.

Id., Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885.

Hegelmaier, Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung. *Bot. Zeit.*, Leipzig, 1889, n° 50, p. 805.

Hofmeister (W.), Entstehung des Embryo. Leipzig, 1849, pl. III, f. 36.

Id., Neuere Beobacht. über Embryobildg. der Phanerog. *Pringsh. Jahrb.*, 1858, t. I, p. 82-188.

Holfert, Die Nährschicht der Samenschalen. *Flora* (*Allg. Bot. Zeit.*), Iena, 1890.

Hooker, *Curtis's Botanical Magazine*, vol. XXXIII, 3e série, tab. 6283.

Id. (Cf. Bentham et Hooker).

Lavadoux (G.), Recherches sur l'anatomie des Verbascées. *Thèse de l'Université* (*Pharmacie*), Paris, 1902.

Le Monnier (G.), Recherches sur la nervation de la graine. *Ann. Sc. nat.*, 1872, 5e série, t. XVI.

Lohde (G.), Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. *Dissert. inaug.*, Naumburg, 1874.

Marloth, Ueber mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von aussen. *Englers's Bot. Jahrb.*, 1883, Bd. IV, p. 225-265.

Merz, Untersuchungen über Anatomie und Samenentwickelung der Utricularieen. *Flora* (*Allg. Bot. Zeit.*), Iena, 1897, 84, p. 69.

Mirbel, Dictionnaire des Sciences naturelles. Levrault, Strasbourg, 1823, t. XXVII, p. 217.

Moeller, Microscopie der Nahrungs-und Genussmittel aus dem Pflanzenreiche. Berlin, 1886, p. 247, et 1905, p. 347.

Molliard, Note sur le sort des cellules antipodes chez le Knautia arvensis Coult. *Bull. Soc. Bot. France*, 1895, t. XLII, p. 910.

Nobbe, Handbuch der Samenkunde. Berlin, 1876, p. 73.
Œsterle (Voy. Tschirch und Œsterle).
Paoletti (Voy. Toni und Paoletti).
Peltrisot (C. N.), Développement et structure de la graine des Éricacées. *Thèse doct. ès sc.*, Paris, 1904.
Pirotta (R.), Sulla Struttura del seme nelle Oleaceæ. *Rendi conti del R. Ist. lomb. di se. e lett.* Milano, 1883, 3e série, vol. XVI, fasc. XV. — *Annuario R. Istit. bot. di Roma*, 1884, vol. I, part. I, p. 50.
Prantl (Cf. Engler und Prantl).
Schellemberg (H. C.), Beiträge zur Kenntniss der Verholzg. der Zellmembrane. *Inaug. Dissert.*, Zurich, 1895.
Schlotterbeck Julius Otto, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte pharmakognostisch wichtiger Samen. *Inaug. Dissert.*, Bern, 1897.
Schwere, Zur Entwickelungsgesch. d. Frucht von Taraxacum officinale Web. *Flora*, Iena, 1896, I.
Strandmark (J. E.), Bidrag till Kännedomen om fröskalets byggnad. *Diss. inaug.* Lund, 1874.
Strasburger (E.), Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Iena, 1878, pl. IX, fig. 3 à 5.
Toni und Paoletti, Beiträge zur Kenntniss des anatomischen Baues von Nicotiana Tabacum L. *Berichte d. d. Bot. Gesell.*, Berlin, 1891.
Tschirch und Œsterle, Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde. Leipzig, 1895, t. I, Taf. IV et XXXIX.
Van Tieghem (Ph.), Recherches sur la symétrie de structure de l'ovule et sur l'orientation de l'embryon dans la graine. *C. R. Acad. des Sc.*, Paris, 1869, t. LXIX, p. 289.
Id., Note sur divers modes de nervation de l'ovule et de la graine. *Ann. Sc. nat.*, 1872, 5e série, t. XVI.
Id., L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification. *Ann. Sc. nat.*, 1901, 8e série, t. XIV, p. 342.
Id., Sur l'hypostase. *Ann. Sc. nat.*, 1903, 8e série, t. XVII, p. 354.
Warming, De l'ovule. *Ann. Sc. nat.*, 1878, 6e série, t. V.

83e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. VI. Nos 3 et 4.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VI. — Nos 3 et 4.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1907

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en décembre 1907.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à V de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies, 30 vol.		(*Rare*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

SUR
LES INOVULÉES

Par Ph. Van TIEGHEM

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION

1. *Définition du groupe.* — Comme on l'a vu dans un précédent Mémoire (1), l'ensemble des plantes qui peuplent actuellement la Terre, ce qu'on nomme le *règne* végétal, se partage, aussi bien d'après la conformation et la structure du corps adulte que d'après la formation et le développement de l'œuf, deux sources fécondes de caractères concordants, en deux groupes primordiaux ou *sous-règnes* : les Rhizophytes ou Vasculaires, qui sont aussi des Diodées ou Prothallées, et les Arhizophytes ou Invasculaires, qui sont aussi des Adiodées ou Aprothallées (p. 215).

Suivant l'origine épidermique ou exodermique des diodanges et suivant que les prothalles sont libres dans le milieu extérieur ou inclus dans la plante adulte, le sous-règne des Diodées se divise en deux groupes ou *embranchements* : les Épidiodées ou Exoprothallées, et les Dermodiodées ou Endoprothallées (p. 252).

D'après la présence ou l'absence d'un stigmate, d'après la conformation des prothalles et notamment du prothalle femelle, où il se fait tantôt seulement un œuf, tantôt à la fois un œuf et un trophime, l'embranchement des Endoprothallées se partage

(1) Ph. van Tieghem, *L'œuf des plantes considéré comme base de leur Classification* (Ann. des Sciences nat., 8e série, Bot., XIV, p. 213, 1901).

en deux *sous-embranchements* : les Astigmatées ou Monogames, et les Stigmatées ou Digames (p. 267).

Suivant que la formation des quatre microdiodes, ou androdiodes, dans leur cellule mère est successive ou simultanée, le sous-embranchement des Digames se divise en deux *classes* : les Métadiodées et les Homoudiodées (p. 297).

Suivant que le macrodiodange, ou gynodiodange, prend naissance indirectement sur un segment différencié du carpelle, segment qu'on appelle un ovule (p. 287), ou directement sur le carpelle lui-même, en d'autres termes, suivant qu'il y a ou qu'il n'y a pas d'ovules, la classe des Homoudiodées se partage en deux *sous-classes* : les Inovulées et les Ovulées (p. 313).

Remarquons tout de suite que toutes les Astigmatées actuellement connues forment leur macrodiodange sur un segment différencié du carpelle, en un mot possèdent un ovule, sont donc des Ovulées. Il en est de même chez toutes les Stigmatées actuellement connues qui composent la classe des Métadiodées, comprenant le groupe des Monocotyles et celui des Liorhizes dicotylées ; elles aussi sont toutes des Ovulées. La classe des Homoudiodées, ou des Dicotyles, est donc la seule qui offre encore actuellement le degré inférieur d'organisation florale caractérisé par l'absence d'ovules ; il n'y a d'Inovulées que chez elle. En d'autres termes, toutes les Endoprothallées sans ovules appartiennent à la sous-classe des Inovulées, telle qu'on vient de la définir et qu'on se propose de l'étudier dans le présent Mémoire.

L'absence d'ovules, qui en est le caractère propre, a été établie par moi dès 1869, il y a près de quarante ans, pour les Guis (*Viscum*), contrairement à l'opinion alors régnante, défendue notamment par Hofmeister. Longtemps tenue pour un fait isolé et paradoxal, elle a été confirmée depuis lors, d'abord à plusieurs reprises par M. Treub : en 1881, pour les Macrosolènes (*Macrosolen*), en 1882 pour les Aspidixies (*Aspidixia*), en 1883 pour les Dendrophthoés (*Dendrophthoe*) ; puis par M. Johnson, en 1888, pour les Razoumovskies (*Razoumovskia*). Mes recherches ultérieures, reprises en 1893 et poursuivies durant plusieurs années, m'ont permis de l'étendre successivement à tous les genres qui composent ce vaste groupe.

La très grande majorité de ces plantes sont, comme on sait, des parasites, le plus souvent vertes et vivant sur la tige des arbres, comme les Guis (*Viscum*), les Loranthes (*Loranthus*), etc., quelquefois dépourvues de chlorophylle et croissant sur leurs racines, comme les Balanophores (*Balanophora*), les Héloses (*Helosis*), etc. Il faut pourtant bien se garder d'en conclure, comme on l'a toujours fait jusqu'ici sans contrôle, que la simplification organique attestée chez elles par l'absence d'ovules est une simple conséquence de leur vie parasitaire et, par suite, n'a aucune importance au point de vue de leur classification. D'une part, en effet, toutes les autres Endoprothallées parasites, soit vertes, comme les Santalacées, les Rhinanthées, etc., soit dépourvues de chlorophylle, comme les Cuscutées, les Cassythées, les Orobanchacées, les Rafflésiacées, les Apodanthacées, les Hydnoracées, les Cynomoriacées, etc., ont des ovules parfaitement conformés et de structure diverse, tantôt sans nucelle comme chez les Santalacées, etc., tantôt avec un nucelle muni d'un seul tégument, comme chez les Rhinanthées, Cuscutées, Orobanchacées, Hydnoracées, Cynomoriacées, etc., ou pourvu de deux téguments, comme chez les Cassythées, Apodanthacées, Rafflésiacées, etc. D'autre part, il y a, parmi les Inovulées, plusieurs genres, comme les Gaïadendres (*Gaiadendron*), l'Atkinsonie (*Atkinsonia*), les Anthoboles (*Anthobolus*), la Nuytsie (*Nuytsia*), etc., qui ne sont pas du tout parasites et qui se trouvent néanmoins, tout aussi bien que les autres, dépourvus d'ovules.

L'absence d'ovules est donc ici un caractère héréditaire, appartenant à ces plantes en tant que membres d'un même groupe naturel, tout à fait indépendant de leur mode de nutrition. C'est pourquoi, contrairement à l'opinion admise, on a dû y attacher une valeur de premier ordre dans la Classification.

2. *Méthode de recherches.* — Parmi les très nombreuses espèces qui composent le groupe des Inovulées, cinq seulement vivent, comme on sait, en Europe, savoir : un Loranthe, le L. d'Europe (*Loranthus europæus*), trois Guis : le G. blanc (*Viscum album*), le G. lâche (*V. laxum*) et le G. croisé (*V. cruciatum*), et une Razoumovskie, la R. de l'oxycèdre (*Razoumovskia oxycedri*). On

n'en rencontre même que trois en France : le Gui blanc, le G. lâche et la Razoumovskie de l'oxycèdre. Toutes les autres croissent en Asie, en Océanie, en Afrique et en Amérique, la plupart dans les forêts des régions tropicales. Aucune de ces Inovulées exotiques n'est cultivée jusqu'ici dans les jardins ou les serres d'Europe, pas plus celles qui ont une nutrition indépendante que celles qui sont parasites et, parmi ces dernières, pas plus celles qui sont munies de chlorophylle que celles qui en sont dépourvues. La culture des premières n'offrirait sans doute aucune difficulté; celle des secondes paraît devoir être tout aussi facile, du moment qu'on cultive en pleine prospérité, dans les serres et les jardins,. les divers arbres qui leur servent de nourrices. Welwitsch a signalé depuis longtemps les services que par la grandeur, l'éclat et l'élégance de leurs fleurs, beaucoup de ces plantes pourraient rendre à l'horticulture (1) ; mais ses sages conseils semblent n'avoir obtenu jusqu'à présent aucun succès.

De là, la nécessité où l'on est, pour l'étude de ce groupe, d'avoir constamment recours soit aux échantillons dans l'alcool, qui sont rares dans les collections, soit surtout aux échantillons secs des Herbiers, ce qui rend les recherches plus longues et plus difficiles. En les poursuivant méthodiquement à l'aide d'une technique appropriée, on arrive pourtant, avec ces matériaux imparfaits, à des résultats très satisfaisants.

Pour ce qui est de l'appareil végétatif : tige, feuille, racine, suçoir, après en avoir observé la conformation externe, on en étudie la structure, en utilisant à cet effet les divers procédés de coloration usités aujourd'hui en anatomie végétale et qui donnent tant de netteté aux observations microscopiques.

En ce qui concerne l'organisation florale, ici plus encore que dans tout autre groupe d'Endoprothallées, il est nécessaire de suivre la même méthode et de joindre à l'étude morphologique externe l'examen attentif de la structure, fait au microscope à l'aide de coupes successives, longitudinales et transversales, traitées au préalable par les réactifs éclaircissants et colorants. Cette étude de la structure florale doit être faite d'abord sur la

(1) Welwitsch, *The Loranthaceæ of Angola* (Gardner's Chronicle, 1871, n° 26, p. 835).

fleur épanouie, puis sur le bouton à ses divers âges et plus tard sur le fruit aux divers états de son développement.

C'est seulement par ce moyen qu'il est devenu possible de déterminer la valeur morphologique des diverses parties de la fleur et, par conséquent, d'en établir dans tous les cas le diagramme, ce qui n'avait pas encore pu être fait pour un grand nombre de ces plantes. Le pistil, en particulier, ayant, comme on l'a vu, un ovaire sans ovules, et par conséquent plein, ou paraissant tel, avec un style très souvent simple à stigmate entier, c'est seulement par cette méthode qu'on est parvenu à en déterminer la composition, à fixer le nombre de ses carpelles constitutifs, à préciser le nombre et la disposition des macrodiodanges de chaque carpelle, à y suivre le mode de croissance des prothalles femelles, à y observer la manière dont s'opèrent, d'abord leur union avec les tubes polliniques, c'est-à-dire avec les prothalles mâles, puis la formation de l'œuf et du trophime, enfin le développement du premier en un embryon et du second en un albumen pendant la maturation progressive du fruit.

3. *Liste des publications préliminaires.* — Cette longue série de recherches a donné lieu à un bon nombre de Notes préliminaires, qui en ont exposé successivement les principaux résultats, à mesure qu'ils étaient acquis, et sans pouvoir alors aucunement suivre l'ordre logique des véritables affinités, puisque cet ordre n'est apparu qu'à la fin et comme conséquence de cette difficile étude.

Tant pour faciliter la tâche à ceux qui voudraient suivre pas à pas, dans son développement progressif, la marche de ce travail, que pour abréger les citations et les références au cours de l'exposition qui va suivre, on croit devoir en donner ici les titres par ordre chronologique :

1. *Anatomie des fleurs et du fruit du Gui* (*Ann. des Sciences nat.*, 5[e] série. Bot., XII, p. 101, 1870).

2. *Sur la structure et les affinités du Nuytsia et des Gaiadendron, deux genres de Loranthacées non parasites* (*Bull. de la Soc. bot.*, XL, p. 317, 24 novembre 1893).

3. *Sur la structure de la fleur du Nuytsia et des Gaiadendron, comparée à celle des Loranthacées parasites* (*Ibid.*, XL, p. 341, 8 décembre 1893).

4. *Sur la structure et les affinités des prétendus genres Nallogia et Triarthron* (*Ibid.*, XLI, p. 61, 26 janvier 1894).

5. *Structure de la racine dans les Loranthacées parasites* (*Ibid.*, XLI, p. 121, 9 février 1894).

6. *Sur la classification des Loranthacées* (*Ibid.*, XLI, p. 138, 23 février 1894).

7. *Sur les Loxanthera, Amylotheca et Treubella, trois genres nouveaux pour la tribu des Elytranthées, dans la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLI, p. 257, 13 avril 1894).

8. *Aciella, genre nouveau de la tribu des Elytranthées, dans la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLI, p. 433, 8 juin 1894).

9. *Quelques genres nouveaux pour la tribu des Loranthées, dans la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLI, p. 481, 13 juillet 1894).

10. *Sur le groupement des espèces en genres dans les Loranthacées à calice dialysépale et anthères basifixes* (*Ibid.*, XLI, p. 497, 27 juillet 1894).

11. *Quelques compléments à l'étude des Loranthées à calice dialysépale et anthères basifixes ou Phénicanthémées* (*Ibid.*, XLI, p. 533, 23 novembre 1894).

12. *Trithecanthera, Lysiana et Alepis, trois genres nouveaux pour la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLI, p. 597, 14 décembre 1894).

13. *Sur les Loranthoïdées de la Nouvelle-Zélande* (*Ibid.*, XLII, p. 23, 11 janvier 1895).

14. *Sur les Loranthoïdées d'Australie* (*Ibid.*, XLII, p. 81, 8 février 1895).

15. *Sur le groupement des espèces en genres dans les Loranthées à calice dialysépale et anthères oscillantes ou Struthanthées* (*Ibid.*, XLII, p. 161, 22 février 1895).

16. *Sur deux Loranthacées rapportées de Basse-Californie par M. Diguet* (*Bulletin du Muséum*, I, p. 30, 26 février 1895).

17. *Sur le groupement des espèces en genres dans les Loranthées à calice gamosépale et anthères basifixes ou Dendrophthoées* (*Bull. de la Soc. bot.*, XLII, p. 241, 22 mars 1895).

18. *Sur quelques plantes rapportées du Congo par M. Lecomte. I. Trois Loranthacées nouvelles* (*Bull. du Muséum*, I, p. 164, 30 avril 1895).

19. *Sur le groupement des espèces en genres dans la tribu des Psittacanthées, de la famille des Loranthacées* (*Bull. de la Soc. bot.*, XLII, p. 343, 10 mai 1895).

20. *Observations sur la structure et la déhiscence des anthères des Loranthacées, suivies de remarques sur la structure et la déhiscence des anthères en général* (*Ibid.*, XLII, p. 363, 24 mai 1895).

21. *Loxania et Ptychostylus, deux genres nouveaux pour la tribu des Struthanthées, dans la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLII, p. 385, 14 juin 1895).

22. *Sur le groupement des espèces en genres dans la tribu des Elytranthées, de la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLII, p. 433, 28 juin 1895).

23. *Sur le groupement des espèces en genres dans la tribu des Gaïadendrées, de la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLII, p. 455, 12 juillet 1895).

24. *Dédoublement du genre Phœnicanthemum d'après la structure des anthères* (*Ibid.*, XLII, p. 489, 26 juillet 1895).

25. *Sur les genres Basicarpus, Stachyphyllum et Antidaphne, de la sous-famille des Viscoïdées, dans la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLII, p. 562, 8 novembre 1895).

26. *Sur le genre Arceuthobium, considéré comme type d'une tribu distincte dans la famille des Loranthacees* (*Ibid.*, XLII, p. 625, 22 novembre 1895).

27. *Sur la structure et les affinités des Tupeia, Ginalloa, Phoradendron et Dendrophthora, de la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLII, p. 643, 13 décembre 1895).

28. *Acrogamie et Basigamie* (*Journal de Botanique*, IX, p. 465, 1895).

29. *Korthalsella, genre nouveau pour la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLIII, p. 83, 13 mars 1896).

30. *Sur le groupement des espèces en genres dans les Ginalloées, Bifariées, Phoradendrées et Viscées, quatre tribus de la famille des Loranthacées* (*Ibid.*, XLIII, p. 161, 24 avril 1896).

31. *Quelques conclusions d'un travail sur les Loranthinées* (*Ibid.*, XLIII, p. 241, 8 mai 1896).

32. *Sur l'organisation florale des Balanophoracées et sur la place de cette famille dans la sous-classe des Dicotylédones inovulées ou Loranthinées* (*Ibid.*, XLIII, p. 295, 26 juin 1896).

33. *Sur quelques exemples nouveaux de Basigamie et sur un cas d'Homœogamie* (*Journal de Botanique*, X, p. 245, 1er août 1896).
34. *Sur trois Loranthus de l'Herbier de Desvaux* (*Bull. du Muséum*, II, p. 337, 24 novembre 1896).
35. *Sur l'existence de feuilles sans méristèles dans la fleur de certaines Phanérogames* (*Revue générale de Botanique*, VIII, p. 481, 15 décembre 1896).
36. *Sur les Phanérogames sans graines, formant la division des Inséminées* (*Bull. de la Soc. bot.*, XLIV, p. 99, 26 février 1897, et *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, CXXIV, p. 590, 22 mars 1897).
37. *Sur les Inséminées sans ovules, formant la subdivision des Inovulées ou Loranthinées* (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, CXXIV, p. 655, 29 mars 1897).
38. *Sur les Inséminées à ovule pourvu d'un nucelle sans tégument, formant la subdivision des Integminées ou Anthobolinées* (*Comptes rendus*, 12 avril 1897).
39. *Classification nouvelle des Phanérogames, fondée sur l'ovule et la graine* (*Ibid.*, CXXIV, p. 919, 3 mai 1897).
40. *Structure du fruit, germination et structure de la plantule de la Nuytsie* (*Bull. de la Soc. bot.*, XLV, p. 213, 13 mai 1898).
41. *Rhizanthème, genre nouveau de Loranthacées* (*Journal de Botanique*, XV, p. 362, 1er novembre 1901).
42. *L'hypostase, sa structure et son rôle constants, sa forme et sa position variables* (*Bulletin du Muséum*, VII, p. 412, 24 décembre 1901).
43. *Sur le genre Beccarine, de la famille des Dendrophthoacées* (*Journal de Botanique*, XVI, p. 1, 1er janvier 1902).
44. *L'hypostase dans le fruit et dans la graine* (*Bulletin du Muséum*, VIII, p. 43, 28 janvier 1902).

Sous une forme très élémentaire et très succincte, les principaux résultats de ces quarante-quatre Notes préliminaires ont été résumés dans les trois ouvrages suivants :

45. *Éléments de Botanique*, 3e édition, II, p. 266, et suiv., 1898.
46. *L'œuf des plantes considéré comme base de leur Classification* (*Ann. des Scienc. nat.*, 8e série, Bot., XIV, p. 315, 1901).
47. *Éléments de Botanique*, 4e édition, II, p. 326, p. 328 et suiv., 1906.

Le moment paraît venu d'en exposer ici l'ensemble, en suivant l'ordre, aujourd'hui découvert, des véritables affinités et avec tout le détail nécessaire à la pleine connaissance des genres et de leurs espèces types. Pour abréger les fréquentes citations des mémoires qui viennent d'être énumérés, il suffira d'en citer chaque fois entre parenthèses le numéro d'ordre, avec la page visée.

1. *Division de la sous-classe des Inovulées en deux ordres : Loranthinées et Anthobolinées.* — Suivant que le macrodiodange, toujours porté ici directement par le carpelle, est et demeure totalement immergé dans son écorce, ou qu'il fait à sa surface

une forte protubérance ovoïde, une émergence, qu'on nomme ici un *nucelle* (**46**, p. 228), en un mot, suivant qu'il n'y a pas ou qu'il y a un nucelle, la sous-classe des Inovulées se partage en deux ordres, les *Innucellées* et les *Nucellées* (**46**, p. 314).

Les Inovulées innucellées peuvent être groupées autour du genre Loranthe (*Loranthus*), qui est un de leurs types les plus élevés et les plus anciennement connus ; l'ordre qu'elles composent peut, en conséquence, recevoir aussi le nom de *Loranthinées* (**46**, p. 315). De même, les Inovulées nucellées peuvent être groupées autour du genre Anthobole (*Anthobolus*), qui en est le type le plus simple, et l'ordre qu'elles constituent peut, en conséquence, recevoir aussi le nom de *Anthobolinées* (**46**, p. 317).

Il faut maintenant étudier séparément ces deux ordres, en commençant par le plus simple, celui des Innucellées ou Loranthinées.

I

Ordre des LORANTHINÉES

L'ordre des Inovulées innucellées ou Loranthinées comprend toutes les Inovulées où le carpelle, sans produire à sa surface aucune protubérance, forme et conserve le macrodiodange tout entier plongé dans la profondeur de son écorce, offrant ainsi le degré le plus simple de l'organisation de la macrodiodophylle, ou gynodiodophylle, chez les Endoprothallées. Tout en maintenant constant ce caractère primitif, l'organisation florale se modifie beaucoup dans cet ordre et les modifications qu'on y observe sont assez importantes et assez nombreuses pour qu'il y faille distinguer tout d'abord quatre groupes secondaires ou alliances.

Division de l'ordre des Loranthinées en quatre alliances. — Certaines Loranthinées, en effet, ont des fleurs unisexuées et pourvues, au moins dans l'une des deux sortes, d'un périanthe simple, d'un calice seulement. Dans la fleur mâle, les étamines sont toujours typiquement en même nombre que les sépales,

auxquels elles sont superposées. Dans la fleur femelle, on observe deux dispositions différentes.

Tantôt le pistil s'y réduit à un seul carpelle ouvert, produisant, à l'intérieur de sa base renflée, un seul macrodiodange. En même temps, la plante tout entière est dépourvue de chlorophylle et vit en parasite sur les racines des arbres. C'est l'alliance dont les Balanophores (*Balanophora*) sont le type et qu'on nomme ici les *Balanophorales*.

Tantôt le pistil y est composé de deux carpelles, superposés à deux des sépales, ouverts et concrescents entre eux bord à bord dans toute leur longueur, de manière à circonscrire une cavité centrale, bientôt oblitérée parce qu'elle ne renferme rien, et produisant chacun à l'intérieur de sa base, côte à côte sous le fond de la cavité, un certain nombre de macrodiodanges. En même temps, la plante est pourvue de chlorophylle et vit en parasite sur la tige des arbres. C'est l'alliance dont les Guis (*Viscum*) sont le type et qu'on nomme ici les *Viscales*.

D'autres Loranthinées ont des fleurs bisexuées et munies d'un périanthe double, d'un calice et d'une corolle. Le calice y a toujours ses sépales concrescents bord à bord en un tube plus ou moins long ; en un mot, il est toujours gamosépale. La corolle y est toujours isomère et alterne avec le calice. L'androcée a toujours ses étamines en même nombre que les pétales, auxquels elles sont superposées et avec lesquels elles sont concrescentes dans leur région inférieure. Le pistil a aussi toujours typiquement ses carpelles en même nombre que les sépales, auxquels ils sont superposés, mais ce nombre est souvent réduit par avortement ; ils sont toujours concrescents entre eux latéralement dans toute leur longueur et sont, en outre, dans leur région inférieure, concrescents en dehors avec les trois verticilles externes, eux-mêmes concrescents entre eux.

Ce qui varie, c'est la corolle, dont les pétales, une fois dégagés de leur concrescence avec le calice en dehors et avec le pistil en dedans, sont tantôt libres, tantôt concrescents bord à bord en un tube plus ou moins long, qui est, en un mot, tantôt dialypétale, tantôt gamopétale. Les Loranthinées à corolle dialypétale se groupent autour des Loranthes (*Loranthus*) et forment l'alliance des *Loranthales*. Celles dont la corolle est

gamopétale sont réunies autour des Elytranthes (*Elytranthe*) et composent l'alliance des *Elytranthales*.

Cette division de l'ordre en quatre alliances, d'après les quatre degrés de l'organisation florale, se résume ainsi :

Loranthinées. Fleur	bisexuée. Périanthe double. Corolle...........	gamopétale...............	*Elytranthales.*
		dialypétale...............	*Loranthales.*
	unisexuée. Périanthe simple. Pistil.........	à deux carpelles concrescents. Plantes à chlorophylle..................	*Viscales.*
		à un seul carpelle. Plantes sans chlorophylle.......	*Balanophorales.*

Il s'agit maintenant de faire l'étude de ces quatre alliances, en suivant la marche ascendante de la complication florale, commençant par les Balanophorales, pour s'élever progressivement jusqu'aux Élytranthales.

I

Alliance des BALANOPHORALES

En étudiant, en 1896, il y a déjà près de onze ans, l'organisation de la fleur dans les plantes sans chlorophylle réunies à cette époque par tous les botanistes, et encore en dernier lieu par M. Engler en 1889 (1), en une seule et même famille, sous le nom de Balanophoracées, j'ai été conduit d'abord à en séparer le Cynomore (*Cynomorium* Micheli), pour en faire le type d'une famille autonome, les Cynomoriacées, qu'il convient d'en éloigner beaucoup dans la classification des Dicotyles, vu qu'elle appartient à l'ordre des Perpariétées unitegminées (**32**, p. 295). Puis, ayant distingué chez les autres plusieurs types de structure de la fleur femelle, il m'a fallu y reconnaître tout autant de groupes différents (**32**, p. 308).

Considérés d'abord comme de simples tribus de la famille provisoirement conservée, ces groupes ont dû, bientôt après, en 1897, être érigés en autant de familles, non seulement autonomes, mais encore réparties dans des ordres différents de la

(1) Engler, *Natürl. Pflanzenfam.*, III, p. 243, 1889.

Classification, parmi les plantes à chlorophylle douées de la même organisation florale. Ce sont : les Balanophoracées restreintes, qui n'ont ni ovule ni nucelle, dans l'ordre des Inovulées innucellées ou Loranthinées ; les Hélosacées, qui n'ont pas d'ovule, mais bien un nucelle, dans l'ordre des Inovulées nucellées ou Anthobolinées ; les Lophophytacées, Sarcophytacées et Hachettéacées, qui ont un ovule, mais pas de nucelle, dans l'ordre des Ovulées innucellées ou Santalinées (**37, 38, 45, 46, 47**). Somme toute, par suite de ce démembrement et de cette dispersion, l'ancienne famille des Balanophoracées se trouvait donc ainsi remplacée par six familles nouvelles, classées dans quatre ordres différents.

C'est à la famille des Balanophoracées, ainsi restreinte et délimitée, que correspond, dans le Mémoire actuel, l'alliance des Balanophorales. Elle comprend, comme il a été dit plus haut (p. 133), toutes les Loranthinées où le pistil se réduit à un seul carpelle ouvert, produisant dans sa base renflée un seul macrodiodange, et il convient d'en rappeler d'abord les caractères généraux.

1. *Caractères généraux.* — Ce sont des plantes sans chlorophylle, presque toujours dépourvues de racines, dont la tige, tout d'abord souterraine, tuberculeuse et sans trace de feuilles, se fixe en parasite sur les racines des arbres les plus divers dans les régions tropicales. Plus tard, ce rhizome produit çà et là, directement ou indirectement, mais toujours par voie endogène, des rameaux qui se dressent dans l'air, entourés à la base d'une collerette déchirée, portant d'ordinaire sur les flancs un plus ou moins grand nombre d'écailles imbriquées, seules feuilles de la plante, et renflés à l'extrémité en un capitule ou une grappe spiciforme de fleurs unisexuées. Rhizome et rameaux florifères sont dépourvus d'amidon, mais, par contre, riches en une résine spéciale, la *balanophorine*, si abondante parfois qu'on peut s'en servir pour l'éclairage, en guise de chandelles.

Le rhizome tout entier, ou tout au moins le tubercule par où il s'attache à la racine hospitalière, offre une structure remarquable. Pratiquée à quelque distance du point d'insertion, une section transversale y montre, en effet, sous l'épiderme et dans

une écorce à cellules toutes résinifères qui pénètre jusqu'au centre, un certain nombre de gros cordons cylindriques diversement disposés. A son maximum de développement, chacun d'eux est formé de plusieurs faisceaux libéroligneux disposés en cercle autour d'une petite moelle, séparés par des rayons et entourés par une couche épaisse de grandes cellules sans résine, à contenu hyalin, à membrane mince mais lignifiée, qui est un péricycle : en un mot, c'est une stèle, autour de laquelle l'assise la plus interne de l'écorce forme un endoderme. Le plus souvent, les bois des faisceaux sont réunis latéralement et au centre en un massif axile et leurs libers se rejoignent aussi latéralement en un anneau périphérique ; en un mot, la stèle n'a d'ordinaire ni moelle, ni rayons.

Si l'on s'éloigne de la base, on voit les stèles se ramifier progressivement, devenir plus minces et plus nombreuses, et finalement se terminer comme telles vers la périphérie, le liber et le bois cessant en même temps et le péricycle, ainsi que l'endoderme, s'y fermant au-dessus de leurs extrémités. Si l'on se rapproche de la base, on voit, au contraire, les stèles se réunir, devenir plus grosses et moins nombreuses, et finalement se confondre dans le suçoir en une seule, qui s'unit intimement à la stèle de la racine nourricière. Monostélique à la base d'insertion même, le tubercule devient donc tout de suite et demeure dans toute son étendue polystélique.

Chaque stèle offre, entre son liber et son bois primaire, une assise génératrice, produisant du liber secondaire en dehors, du bois secondaire en dedans, en un mot un pachyte, dont la structure est remarquable et qui progressivement l'épaissit.

En outre, l'écorce renferme, rangés en un cercle autour de chaque stèle, de petits faisceaux cribrovasculaires orientés en sens inverse par rapport à elle, c'est-à-dire tournant leurs tubes criblés en dedans et leurs vaisseaux en dehors. Vers la base seulement, tous ces petits faisceaux s'unissent progressivement, mais très superficiellement, avec les stèles correspondantes, dont ils demeurent ensuite indépendants dans tout leur parcours. Quand les stèles sont disposées en un cercle, comme il est très fréquent, l'ensemble de leurs faisceaux externes forme, dans la zone périphérique de l'écorce, un cercle unique, où ils sont

orientés inversement par rapport à l'axe du rhizome, tandis que l'ensemble de leurs faisceaux internes forme aussi, dans la région centrale de l'écorce, un autre cercle unique, où ils sont orientés directement par rapport à l'axe du rhizome.

Dans un rhizome stérile ou dans celles de ses branches qui demeurent telles lorsqu'il est ramifié, toutes les stèles et tous les faisceaux cribrovasculaires, tant les inverses du cercle externe que les directs du cercle interne, restent tout entiers dans le rhizome et s'y terminent indépendamment comme tels au sommet, puisque celui-ci est totalement dépourvu de feuilles. Quand le rhizome produit, dans son extrémité ou dans celle d'une de ses branches, un rameau endogène florifère, il en est de même, mais il s'introduit alors une complication dans la région centrale de l'écorce, comme on le verra plus loin.

En résumé, la structure du rhizome de ces plantes est polystélique, avec stèles s'épaississant par un pachyte, et avec un cercle de petits faisceaux cribrovasculaires inverses autour de chaque stèle.

La polystélie du rhizome est un phénomène assez rare chez les Endoprothallées, où il n'est connu jusqu'à présent que chez les Auricules (*Auricula* Tournefort) et les Gunnères (*Gunnera* Linné), pour que le nouvel et très bel exemple qui nous en est offert aujourd'hui par toutes les Balanophorales mérite d'être signalé sommairement tout d'abord parmi les caractères généraux de ce groupe. D'autant plus, que la présence à la fois d'un pachyte à l'intérieur et d'un cercle de faisceaux cibrovasculaires inverses tout autour de chaque stèle apporte ici au phénomène une complication sans exemple ailleurs, qu'on ne s'attend pas à rencontrer chez des plantes réputées aussi inférieures et qui leur donne un grand intérêt au point de vue de la Morphologie générale.

Le détail en sera donné plus loin à propos de chaque famille, de chaque tribu et de chaque genre. Mais il convient de dire tout de suite que, sans doute en raison de leur grosseur, de leur forme cylindrique et de leur structure concentrique, les stèles du rhizome n'ont pas manqué d'être aperçues par les premiers anatomistes qui ont étudié les Balanophores. Seulement, ils en ont méconnu la vraie nature, ce qui s'explique aisément puisque

la notion de polystélie est de date relativement récente (1886), et les ont attribuées à une branche de la racine nourricière qui, formée au point d'attache, pénétrerait dans le tubercule, en s'y élevant et s'y ramifiant progressivement comme telle jusqu'au voisinage du sommet. De sorte que tout le système des cordons cylindriques appartiendrait à la racine de la plante hospitalière, le parenchyme interposé seul, avec les petits faisceaux cribro-vasculaires qu'il renferme, étant propre au parasite.

Indiquée dès 1821 par R. Brown, précisée d'abord par Blume en 1827, puis par Unger en 1840, et défendue en 1841 par un anatomiste aussi éminent que Gœppert, cette singulière manière de voir a été critiquée dans les Balanophores, en 1856, par M. J. Hooker, qui inclinait à considérer le tubercule tout entier de ces plantes comme appartenant en propre au parasite. Assurément ses arguments n'étaient pas décisifs, et ils ne pouvaient pas l'être à cette époque, où l'on ignorait la différence de structure entre une stèle de tige et une stèle de racine, et où la notion de polystélie n'avait pas encore été introduite dans la Science. C'est ce qui explique que, malgré son invraisemblance, l'opinion soutenue par Gœppert ait continué à être admise par tous les botanistes qui ont suivi, notamment par M. de Solms-Laubach en 1868, par Eichler en 1869, par Sachs en 1882, par M. Engler en 1889, par M. Lecomte en 1896 et, en dernier lieu, par M. Solereder en 1899. On sait maintenant ce qui en est.

Tout autre est la structure du rameau endogène, ordinairement feuillé et toujours florifère, produit, directement ou indirectement, par le rhizome ainsi constitué. Sous l'épiderme, l'écorce s'y continue aussi jusqu'au centre, mais elle ne renferme que de petits faisceaux cribrovasculaires à orientation directe, c'est à dire tournant leurs tubes criblés en dehors, leurs vaisseaux en dedans, disposés en grand nombre à diverses profondeurs et se rendant progressivement, les externes dans les feuilles écailleuses insérées sur les flancs du rameau, les internes dans les fleurs du capitule qui le termine. Cette structure ressemble donc à une structure schizostélique, sans toutefois mériter vraiment ce nom, comme on le verra plus tard.

Comment cette structure du rameau feuillé se raccorde-t-elle

avec celle du rhizome à l'intérieur duquel il prend naissance? Ce sont les faisceaux cribrovasculaires situés dans la région centrale du tubercule, en dedans des stèles, et dont l'orientation, inverse par rapport aux stèles correspondantes, comme on l'a vu plus haut, se trouve directe par rapport à l'axe du tubercule, qui seuls entrent en jeu dans cette région. Peu nombreux et disposés en un cercle unique dans le tubercule, comme on l'a vu, ils produisent vers l'intérieur des branches, qui se placent à diverses profondeurs dans la région centrale de l'écorce, puis pénètrent par sa base dans le rameau feuillé, comme il vient d'être dit. Quant aux stèles, elles passent toutes, et avec elles les petits faisceaux inverses du cercle externe et les troncs primitifs des faisceaux directs du cercle interne, dans la volve épaisse et à bord denté qui entoure la base du rameau feuillé, et s'y terminent avec eux. On voit donc que le système des faisceaux du rameau florifère est et demeure dans toute sa longueur indépendant non seulement du système des stèles du tubercule, mais encore de son système externe de faisceaux cribrovasculaires inverses. Il n'est en rapport de continuité qu'avec le système interne des faisceaux cribrovasculaires directs, qui eux-mêmes, vers la base du tubercule, se rattachent superficiellement aux stèles, comme il a été déjà indiqué tout à l'heure et comme il sera expliqué plus tard.

On ne peut terminer cet examen sommaire du corps végétatif des Balanophorales sans faire remarquer que la polystélie du rhizome, qui leur est commune à toutes, leur appartient en propre et ne se retrouve chez aucune des plantes qui leur étaient autrefois associées dans l'ancienne famille des Balanophoracées, ce qui vient fortement corroborer la séparation qui en a été faite, en 1896, d'après l'organisation florale.

Toujours terminale du rameau endogène et simple, c'est-à-dire ramifiée à un seul degré, l'inflorescence est un capitule, un épi ou grappe spiciforme, composée de fleurs unisexuées.

La fleur mâle a un périanthe simple, un calice seulement, à sépales libres et valvaires, et un androcée isomère, à étamines épisépales, concrescentes par leurs faces ventrales en un synandre plein, portant, diversement disposés, des sacs polliniques dorsaux.

Toujours dépourvue de bractée mère, la fleur femelle a un seul carpelle extrêmement petit, à style entier, à ovaire plein, différenciant directement dans son écorce un seul macrodiodange avec une seule macrodiode et renfermant plus tard un seul prothalle femelle. Il n'y a donc ici ni cavité ovarienne, ni nucelle, ni ovule.

Inséminé et indéhiscent, le fruit contient, dans son péricarpe, un albumen oléagineux et un petit embryon homogène, réduit à une tigelle, sans trace de radicule, ni de cotyles.

2. *Division de l'alliance en deux familles.* — Avec ces caractères communs, le corps végétatif d'une part et la fleur de l'autre offrent dans leur conformation des différences assez grandes pour qu'il faille reconnaître dans cette alliance deux familles distinctes.

Tantôt, en effet, le rhizome est glabre, souvent marqué çà et là de pustules étoilées, et se réduit à un tubercule entier ou plus ou moins profondément lobé, inséré en un seul point sur la racine nourricière et produisant directement les pousses florifères endogènes. L'écorce y est dépourvue de cellules scléreuses. Dans le capitule mâle, les fleurs, non entremêlées d'appendices stériles, sont pourvues de bractées mères. Dans le capitule femelle, elles sont entremêlées d'appendices stériles, qui paraissent être des fleurs mâles avortées, et sont dépourvues à la fois de bractée mère et de périanthe. Le très petit carpelle auquel chacune d'elles se réduit renferme, en définitive, un prothalle femelle, qui forme dans son extrémité inférieure l'oosphère et les deux synergides et qui recourbe vers le haut, en forme d'U et dans le plan de symétrie, cette extrémité inférieure au-devant du tube pollinique. De sorte que la formation de l'œuf y est basigame. Ce sera la famille des *Balanophoracées*.

Tantôt le rhizome est velu, toujours sans pustules et comprend deux parties : le tubercule primitif, inséré sur la racine hospitalière, et des cordons cylindriques, issus de lui, progressivement ramifiés, qui se fixent çà et là sur d'autres racines nourricières en y enfonçant des suçoirs secondaires. Alors c'est seulement à l'extrémité de ces cordons, ou le long de leurs flancs, que prennent naissance les pousses florifères endogènes. Il en

résulte un ensemble plus compliqué, où en même temps l'écorce est pourvue de nombreux groupes scléreux. Dans le capitule mâle, les fleurs sont entremêlées d'appendices stériles, qui paraissent être des fleurs femelles avortées, et sont dépourvues de bractées mères. Dans le capitule femelle, elles ne sont entremêlées d'aucun appendice stérile, sont aussi dépourvues de bractées mères, mais ont un périanthe gamophylle, concrescent avec le pistil jusqu'à la base du style. Rendu par là infère, l'ovaire de l'unique carpelle renferme, en définitive, un prothalle femelle, qui forme l'oosphère et les deux synergides dans son extrémité supérieure et qui demeure droit, allongé suivant l'axe. De sorte que la formation de l'œuf y est acrogame. Ce sera la famille des *Langsdorfiacées*.

L'alliance des Balanophorales se trouve ainsi partagée en d ux familles, dont la définition peut être résumée, comme il suit, d'après la fleur femelle :

Balanophorales. Fleurs femelles	sans appendices, avec périanthe concrescent, à prothalle droit et acrogame	*Langsdorfiacées.*
	avec appendices, sans périanthe, à prothalle courbé en U et basigame	*Balanophoracées.*

Considérons séparément ces deux familles, en commençant par les Balanophoracées, où le corps végétatif, ainsi que la fleur femelle, offre la conformation la plus simple.

1. Famille des BALANOPHORACÉES.

1. *Caractères généraux*. — Rhizome glabre, souvent marqué de pustules étoilées, réduit au tubercule primitif, entier ou plus ou moins profondément lobé, sans feuilles ni racines, et sans cellules scléreuses dans l'écorce. Fleurs mâles non entremêlées d'appendices stériles, avec bractées mères. Fleurs femelles entremêlées d'appendices stériles, sans bractées mères, ni périanthe, avec prothalle courbé en U dans le plan de symétrie de l'unique carpelle et basigame.

2. *Division de la famille en cinq genres*. — Ainsi caractérisée,

et par là une seconde fois restreinte, la famille des Balanophoracées ne comprend plus maintenant que les espèces qui constituaient le genre Balanophore (*Balanophora* Forster) des anciens auteurs, espèces déjà reconnues par Eichler, en 1869, comme formant une tribu distincte, les Balanophorées, dans l'ancienne famille des Balanophoracées. Mais il y a, entre ces espèces, d'abord dans l'origine et la conformation de la pousse florifère, puis et surtout dans la structure de l'androcée, des différences si profondes qu'on ne peut plus se dispenser aujourd'hui de les grouper en plusieurs genres, qu'il est nécessaire de définir tout d'abord.

Quelquefois, en effet, le bourgeon florifère endogène perce une première fois l'épaisse couche périphérique du tubercule, sous laquelle il se développe, qui le recouvre d'abord d'une volve et laisse ensuite autour de sa base une gaine tubuleuse diversement déchiquetée au sommet, gaine qui renferme dans son épaisseur les extrémités des stèles et des faisceaux cribrovasculaires propres au tubercule, tant inverses que directs, comme il a été dit plus haut. Puis, il s'allonge en dehors, sans former de feuilles sur ses flancs, et perce une seconde fois sa propre couche périphérique, qui le recouvre d'abord d'une seconde volve et laisse ensuite autour de sa base une seconde collerette déchiquetée, plus mince que la première, dépourvue de toute stèle et de tout faisceau cribrovasculaire, exclusivement parenchymateuse. Après quoi, il s'allonge de nouveau, sans produire de feuilles et se termine enfin par le capitule floral. Cette manière d'être est sans autre exemple jusqu'ici chez les Phanérogames et rappelle, mais d'assez loin, le mode de formation de l'appareil sporifère chez ces Agaricacées qui, comme les Amanites (*Amanita*), etc., sont pourvues à la fois d'une volve et d'un anneau. Elle suffit à caractériser nettement un genre nouveau, que, d'après elle, je nommerai Bivolve (*Bivolva* v. T.).

Si ce genre a été méconnu jusqu'à présent comme tel, c'est parce qu'on a fait l'erreur de regarder la collerette dentée qui résulte de la déchirure de la seconde volve comme issue de la concrescence bord à bord d'autant de feuilles écailleuses, insérées sur le rameau à la même hauteur en un verticille, en un mot,

comme étant un involucre gamophylle : erreur double, puisqu'en en supprimant la seconde endogénéité, on attribuait du même coup au rameau florifère des feuilles qu'il ne possède pas.

En outre, la fleur mâle y est trimère, à sépales égaux et chacune de ses trois étamines épisépales porte, sur une anthère presque sessile, deux sacs polliniques allongés transversalement, qui s'ouvrent par deux fentes transversales rapprochées.

Ainsi défini, ce genre a pour type la remarquable espèce découverte par M. J. Hooker dans les forêts de l'Himalaya, décrite par lui en 1856 et nommée, à cause précisément de son prétendu involucre, Balanophore involucrée (*Balanophora involucrata* Hooker fil.) (1). Ce sera maintenant la Bivolve involucrée (*Bivolva involucrata* (Hooker fil.) v. T.). Quatre autres espèces s'y rattachent directement, comme il sera dit plus loin.

Dans toutes les autres espèces, le bourgeon florifère endogène, après avoir percé la couche périphérique du tubercule, qui forme ensuite autour de sa base une gaine épaisse renfermant toutes les stèles et tous les faisceaux cribrovasculaires, inverses et directs, propres au tubercule, comme chez les Bivolves, s'allonge en produisant aussitôt sur ses flancs un plus ou moins grand nombre de feuilles écailleuses, isolées et libres, avant de se terminer par un capitule. En un mot, elles n'ont qu'une seule volve et c'est par ses propres écailles imbriquées que le rameau, une fois sorti, y protège son capitule. Ces espèces univolves sont loin de constituer un groupe homogène. L'androcée y présente, en effet, plusieurs et jusqu'à quatre conformations différentes.

Certaines ont la fleur mâle construite à peu près comme chez les Bivolves, c'est-à-dire trimère avec étamines épisépales à anthères sessiles, portant chacune deux sacs polliniques transversaux. Elles constituent le genre Balanie (*Balania* v. T.), que j'ai établi d'après ce caractère en 1896 (**32**, p. 297), mais dans lequel, faute d'avoir encore reconnu alors la vraie nature de la seconde volve, je classais aussi le *Balanophora involucrata* de M. J. Hooker, érigé maintenant à l'état de genre distinct. Il

(1) J. Hooker, *On the Structure and the Affinities of Balanophoreæ* (Transactions of the Linnean Society of London, XXII, Pars I, p. 44, pl. IV, V, VI et VII, 1856).

a pour type l'espèce récoltée par Harland à Hong-Kong, décrite et figurée par M. J. Hooker, sous le nom de *Balanophora Harlandi*, en 1859 (1), que j'ai nommée déjà, en 1896, Balanie de Harland (*Balania Harlandi* (Hooker fil), v. T.). Il faut y rattacher aujourd'hui trois autres espèces, comme on le verra plus tard.

Dans un autre groupe d'espèces, la fleur mâle est tétramère ou pentamère, à sépales égaux, avec quatre ou cinq étamines épisépales, concrescentes dans toute leur longueur en un synandre en colonne, munies chacune sur sa face externe d'une paire de longs sacs polliniques recourbés en fer à cheval à concavité supérieure et s'ouvrant par deux fentes de même forme rapprochées au fond du sillon. C'est à ce groupe qu'on restreint ici le genre Balanophore (*Balanophora* Forster), comme on l'a fait déjà en 1896 (**32**, p. 297). Il a pour type l'espèce découverte à l'île Tanna des Nouvelles-Hébrides et à la Nouvelle-Calédonie par Forster en 1774, sur laquelle il a établi le genre Balanophore, en la nommant B. fongeuse (*B. fungosa* Forster). Il y faut rattacher aujourd'hui dix-neuf autres espèces, comme il sera dit plus loin.

Ailleurs, la fleur mâle est encore tétramère, mais elle est allongée transversalement dans le bouton, parce que les deux sépales antéro-postérieurs et les deux étamines superposées sont beaucoup plus larges que les deux latéraux. Le synandre, qui est court et étiré transversalement, porte côte à côte sur toute sa surface externe, un nombre assez grand et indéterminé de paires de sacs polliniques droits et longitudinaux, continus de la base au sommet, où ceux d'un côté viennent toucher ceux du côté opposé, plus nombreux naturellement sur les anthères antéro-postérieures plus larges que sur les latérales plus étroites, et s'ouvrant par autant de paires de fentes longitudinales rapprochées. Les espèces où la fleur mâle et notamment l'androcée possèdent cette conformation sont réunies ici en un genre nouveau, qu'on nommera Balanielle (*Balaniella* v. T.). En 1896, elles avaient été laissées par moi à côté des précédentes dans le genre Balanophore (**32**, p. 296). Ce genre a pour

(1) *Loc. cit.*, Pars IV, p. 426, pl. LXXV, B, 1859.

type la plante de Java que Blume a nommée, en 1827, *Balanophora elongata* et qui sera désormais la Balanielle allongée (*Balaniella elongata* (Blume) v. T.). Il y faut rattacher aujourd'hui quinze autres espèces, comme on le verra plus loin.

Enfin, dans un cinquième groupe d'espèces, la fleur mâle étant conformée comme chez les Balanielles, le synandre court et transversal porte sur toute sa surface un très grand nombre de paires de sacs polliniques courts, hexagonaux, à la fois collatéraux et superposés en deux rangs, s'ouvrant chacune au milieu par une courte fente. Cette disposition alvéolée, qui résulte apparemment d'un cloisonnement transversal des nombreux sacs polliniques des Balanielles, a été reconnue par Griffith, dès 1851, dans une plante de l'Himalaya, qu'il a nommée, à cause de ce caractère, *Balanophora polyandra*. Sans y insister autrement, il a regardé cette espèce comme formant dans le genre une section distincte, sous le nom de *Polyplethia*. Sous ce même nom, je l'ai érigée en genre autonome en 1896 (**32**, p. 298); c'est donc la Polypléthie polyandre (*Polyplethia polyandra* (Griffith) v. T.). Il y faut aujourd'hui rattacher une autre espèce, comme il sera dit plus tard.

Dans les deux premiers genres ainsi distingués, les appendices stériles entremêlés aux fleurs femelles sont et demeurent courts et indépendants de ces fleurs. Dans les trois autres, ils s'allongent plus tard par une croissance intercalaire à la base, qui entraîne les fleurs femelles voisines, de manière que celles-ci paraissent alors insérées tout autour sur leur région inférieure. C'est cette disposition, pourtant toute postérieure, locale et accidentelle, comme on voit, qui a conduit Eichler, en 1873, à regarder les appendices stériles comme autant de ramuscules produisant chacun vers sa base un groupe de fleurs femelles échelonnées en épi, comme autant de « spadicelles », suivant son expression, et à considérer, en conséquence, l'inflorescence femelle comme un capitule composé, comme un capitule d'épis, alors que l'inflorescence mâle est un capitule simple (1).

3. *Groupement des genres en deux tribus.* — Des cinq genres qui composent ainsi la famille actuelle des Balanophoracées, et

(1) Eichler dans A.-P. de Candolle, *Prodromus*, XVII, p. 143, 1873.

qui croissent tous dans les régions tropicales de l'Asie et de l'Océanie, le premier diffère évidemment des autres beaucoup plus que ceux-ci ne diffèrent entre eux. Il convient donc de les grouper en deux tribus : les *Balanophorées*, qui n'ont qu'une volve et où le rameau florifère est feuillé, et les *Bivolvées*, qui ont deux volves successives et où le rameau florifère est aphylle.

4. *Constitution actuelle de la famille.* — Le tableau suivant résume la constitution de la famille, avec ses deux tribus et ses cinq genres :

BALANOPHORACÉES. Rameau florifère endogène	univolve et feuillé. BALANOPHORÉES. Anthère à...........	plusieurs paires de sacs.......	courts et réticulés....	*Polypléthie.*
			longs et collatéraux	*Balanielle.*
		une paire de sacs	en fer à cheval.......	*Balanophore.*
			transversaux	*Balania.*
	bivolve et aphylle. BIVOLVÉES. Anthère à une paire de sacs transversaux...			*Bivolve.*

Il faut maintenant considérer séparément ces deux tribus, pour en étudier les genres constitutifs, en commençant par les Balanophorées.

1. TRIBU DES BALANOPHORÉES

Caractérisée par ce fait que le rameau florifère endogène y est univolve et feuillé, la tribu des Balanophorées comprend actuellement quatre genres, à étudier successivement, en commençant par celui qui, étant le plus anciennement connu, a donné son nom à la tribu et à la famille tout entière.

1. Genre **Balanophore**.

Défini et limité comme il a été dit (p. 144), le genre Balanophore (*Balanophora* Forster *pro parte*) comprend toutes les Balanophorées où la fleur mâle, ordinairement tétramère, est arrondie dans le bouton, à sépales égaux, et à synandre cylindrique, formé d'étamines égales portant chacune deux sacs polliniques en fer à cheval.

1. *Nombre et qualité des espèces.* — Il renferme d'abord le prototype du genre ancien, qui est la plante découverte en 1774 par Forster dans les forêts de l'île Tanna des Nouvelles-Hébrides et de la Nouvelle-Calédonie et nommée par lui, en 1776, à cause de sa ressemblance avec un Champignon, B. fongeuse (*B. fungosa* Forster) (1). Le capitule y est bisexué, les fleurs mâles sessiles ne formant qu'un étroit anneau autour de la base du réceptacle conique, qui est tout couvert par les fleurs femelles.

D'après M. J. Hooker (2), cette espèce se retrouve, vers l'ouest, à Goold Island, dans la baie de Rockingham, sur la côte orientale de l'Australie, et, d'après Seemann, elle croît aussi, vers l'est, à Moala aux îles Viti.

Il faut y rattacher d'abord, comme ayant aussi le capitule bisexué, la plante récoltée en 1847 par Zollinger à Saleijer, une des petites îles de la Sonde (nº 3323). Identifiée à tort par Eichler, en 1873 (3), avec le *B. abbreviata* Blume, qui appartient au genre Balanielle, elle en a été séparée en 1886, d'après la conformation de l'androcée, par M. Fawcett, qui l'a nommée B. de Zollinger (*B. Zollingerii*) (4).

Au cours du voyage de « La Bonite », Gaudichaud a récolté à Manille, en novembre 1836, deux petits échantillons (nº 31) à capitule également bisexué, ce qui les a fait rapporter aussi à tort, dans l'Herbier du Muséum, au *B. abbreviata* Blume. Les paires de sacs polliniques y étant isomères et en fer à cheval, c'est une Balanophore, qui diffère de celle de Zollinger par

(1) Forster, *Characteres gen. plant.*, p. 99, pl. 50, 1776. — Ni dans cet ouvrage, imprimé en 1776, qui ne porte aucune indication d'habitat, ni dans le mémoire de M. J. Hooker et dans la monographie de Eichler, qui n'indiquent que l'île Tanna, il n'est fait mention de la Nouvelle-Calédonie. Mais j'ai pu consulter à la Bibliothèque du Muséum le précieux manuscrit original de Forster, en trois volumes, intitulé : *Descriptiones plantarum quas in itinere ad maris a stralis terras suscepto collegit, descripsit et delineavit J.R. Forster*, qui expose, dans l'ordre de leur découverte, les caractères de toutes les plantes récoltées au cours du second voyage de Cook, depuis le départ à Madère en juillet 1772, jusqu'au retour à Sainte-Hélène en mai 1775. Là se trouve, à la p. 61 du tome III, décrit le genre Balanophore, avec beaucoup plus de détails que dans l'ouvrage imprimé, mais, chose curieuse et exceptionnelle, sans dénomination d'espèce. On y lit notamment : « *Habitat in silvis Tannæ et Caledoniæ Novæ* ».

(2) *Loc. cit.*, p. 46, 1856.

(3) Eichler dans A.-P. de Candolle, *Prodromus*, XVII, p. 148, 1873.

(4) Fawcett, *On new species of Balanophora* (Trans. of the Linn. Society of London, Second Series, II, p. 234, 1886).

son tubercule sans pustules, son rameau florifère à larges écailles appliquées, mesurant 4cm,5 à 5 centimètres de long, son capitule ovoïde mesurant 15 millimètres de long sur 10 millimètres de large, et surtout par sa fleur mâle sessile, dont le calice a quelquefois quatre, mais le plus souvent trois sépales égaux. D'après ce dernier caractère, je la nommerai B. trimère (*B. trimera* v. T.).

Les échantillons récoltés à la Nouvelle-Calédonie, de 1855 à 1860, par Vieillard à Balade (n° 1122), et par Pancher à Tamanau dans les plus hautes montagnes (n° 718), ont aussi le capitule bisexué, ce qui a conduit ces botanistes à les identifier avec la B. fongeuse de Forster, nom sous lequel ils figurent dans l'Herbier du Muséum. Ils en diffèrent pourtant par plusieurs caractères. D'abord, le rhizome y est pourvu de pustules étoilées, qui, au dire de M. J. Hooker et de Eichler, manquent dans l'espèce de Forster; sous ce rapport, ils ressemblent à la B. de Zollinger. Ensuite, le rameau feuillé et florifère, qui est d'un jaune terne et mesure 7 centimètres de long, a ses écailles plus espacées et luisantes sur la face externe. Le capitule est plus petit, mesurant 25 millimètres de long sur 18 millimètres de large. Les fleurs mâles ont un pédicelle moitié plus court et leurs bractées mères arquées et courtes ne sont pas unies en réseau. C'est donc une espèce distincte, que je nommerai, en l'honneur du célèbre botaniste qui a créé le genre et qui a exploré le premier la Nouvelle-Calédonie, B. de Forster (*B. Forsteri* v. T.). J'ignore si les échantillons récoltés en 1902 dans le Sud de cette île sur des racines de Figuier par M. Schlechter (n° 14779) représentent bien, comme il le dit (1), le *B. fungosa*, ou s'ils se rapportent au *B. Forsteri*.

Dans une série d'autres espèces, les capitules sont unisexués avec diœcie. Ce sont : la B. dioïque (*B. dioica* R. Brown), de l'Himalaya; la B. de Birmanie (*B. burmanica* Griffith), la B. affine (*B. affinis* Griffith) et la B. alvéolée (*B. alveolata* Griffith), du Khasiya; la B. peinte (*B. picta* Griffith), des monts Mishmee ; la B. indienne (*B. indica* Wallich), des montagnes de la Péninsule indienne et de Ceylan ; la B. de Thwaites

(1) Schlechter, *Beiträge zur Kentniss der Flora von Neu-Kaledonien* (Bot. Jahrbücher für Systematik, XXXIX, p. 105, 1906).

(*B. Thwaitesii* Eichler), de Ceylan ; la B. géante (*B. gigantea* Wallich), de Birmanie ; la B. décurrente (*B. decurrens* Fawcett), de Manille ; la B. laxiflore (*B. laxiflora* Hemsley), de la Chine (Su-tchuen) (1).

A ces dix espèces dioïques déjà décrites (2), il convient d'en ajouter ici six nouvelles, également dioïques.

Pierre a récolté, en septembre 1868, croissant sur la racine d'un Figuier au pied du mont Kaw Lai dans la Péninsule malaise, au Siam, une espèce de ce genre, à laquelle il a donné dans son herbier le n° 3369. Dans son ensemble, la plante est jaune et fétide. Le tubercule y est irrégulièrement lobé et ridé, sans pustules. La portion feuillée du rameau mâle est courte, ne mesurant que 15 millimètres, avec de larges écailles serrées. L'inflorescence qui le termine mesure 9 à 10 centimètres de long : les bractées mères y sont arquées en gouttière, épaisses et tronquées ; les pédicelles y mesurent jusqu'à 15 et 20 millimètres de long : c'est donc une vraie grappe et non un capitule. Ils sont aplatis, avec une largeur de 2 millimètres. Les sépales réfléchis sont étroits, pointus, mesurant 6^{mm},5 de long sur 1^{mm},5 de large. Le synandre qui les surmonte a la même longueur ; comme le pédicelle, qu'après la chute des sépales et la disparition du pollen il a l'air de prolonger, il est aplati, avec 2 millimètres de largeur. Porté aussi par un rameau feuillé court à écailles serrées, le capitule femelle mesure 2 centimètres de long sur 1 centimètre de large. D'après la forme aplatie du

(1) Pour la B. dioïque, voir J. Hooker (*loc. cit.*, p. 45, 1856). Les quatre espèces suivantes, décrites et figurées par Griffith (*Trans. of the Linnean Society of London*, XX, p. 93, 1851), ont été rapportées par J. Hooker et plus tard par Eichler, à la B. dioïque; elles en paraissent, et en sont maintenues ici, distinctes. Pour les deux suivantes, voir Eichler (*loc. cit.*, p. 145 et p. 146, 1873). Pour la B. géante, identifiée à tort par J. Hooker, et plus tard par Eichler, avec le *B. globosa* de Junghühn, et pour la B. décurrente, voir Fawcett (*loc. cit.*, p. 234 et p. 235, 1886). Enfin, pour la dernière espèce, voir Hemsley (*Journal of the Linnean Society*, XXVI, p. 410, 1894). D'après M. Fawcett, les échantillons nommés par Wallich *B. typhina* (n° 7248) sont à rapporter, les uns au *B. indica*, les autres au *B. polyandra*.

(2) Quatre autres espèces de Balanophorées, à capitules unisexués avec diœcie, ont été décrites comme *Balanophora*; mais le capitule mâle y étant encore inconnu, il n'est pas possible, pour le moment, de dire auquel des quatre genres de la tribu chacune d'elles se rattache. Ce sont : le *B. maxima* Junghühn, de Java ; le *B. Hookeriana* Hemsley, de l'Himalaya; le *B. minor* Hemsley, de la Chine, et le *B. ramosa* Fawcett, de Java.

pédicelle de la fleur mâle, on nommera cette espèce B. latipède (*B. latipes* v. T.).

Pierre a récolté aussi, en décembre 1867, aux monts Cam, préfecture de Chaudoc, en Cochinchine, sur des racines de Figuier, des échantillons (n° 3370) d'une Balanophore différente de la précédente. Le tubercule y est aussi lobé et et sans pustules ; les rameaux ont aussi leur portion feuillée courte avec écailles serrées. Mais l'inflorescence mâle est plus courte, ne mesurant que 4 centimètres de long, et les fleurs mâles sont portées par des pédicelles plus courts, cylindriques et grêles. Le capitule femelle est plus mince et plus long, mesurant 25 à 30 millimètres de long sur 6 à 8 millimètres de large. C'est une espèce distincte, que je nommerai B. de Pierre (*B. Pierrei* v. T.).

Le P. Bon a trouvé au Tonkin occidental, à Kiên Khê, croissant sur les racines des Cisses parmi les rochers, entre Dông Bâu et Lo-Lui, le 7 janvier 1885, des échantillons mâles et femelles (n° 2845) d'une Balanophore à tubercule lobé et muni de pustules étoilées. Le rameau mâle est grêle et très court, ne mesurant pas plus de 3 à 4 centimètres dont 1 centimètre pour la partie inférieure feuillée et 2 centimètres pour l'inflorescence. Celle-ci a ses fleurs portées par des pédicelles grêles mesurant 5 millimètres ; c'est donc une grappe spiciforme. Le rameau femelle est un peu plus long, mesurant 6 centimètres, dont $2^{cm},5$ pour la partie feuillée et $3^{cm},5$ pour le capitule fusiforme et rouge, qui est très étroit, n'ayant que 8 millimètres de large. On nommera cette espèce B. de Bon (*B. Boni* v. T.).

M. Geoffray a récolté au Cambodge, sur les pentes rocheuses et boisées du Popokwil, à 800 mètres d'altitude, le 14 janvier 1904, des échantillons mâles (n° 359) d'une espèce de ce genre, distincte des précédentes. Le tubercule y est lobé, à surface jaune chagrinée, portant de nombreuses pustules étoilées. Le rameau mâle est grêle, n'ayant que 2 à 3 millimètres d'épaisseur, porte de larges écailles très espacées et mesure 6 à 7 centimètres de long, dont 3 à 4 centimètres pour la région feuillée et 2 à 3 centimètres pour l'inflorescence. Celle-ci a ses fleurs rouges à pédicelles grêles ; c'est donc aussi une

grappe. Les bractées mères, arquées en gouttière et tronquées, sont libres et écartées l'une de l'autre en longueur; les pédicelles s'insèrent beaucoup au-dessus d'elles. La plante femelle y est encore inconnue. Ce sera la B. grêle (*B. gracilis* v. T.).

J'ai trouvé dans les Collections du Muséum, sans aucune indication d'origine, ni de collecteur, des échantillons dans l'alcool d'une espèce de ce genre, représentée seulement par trois rameaux florifères, deux mâles et un femelle, sans le tubercule originel. Sur les deux sortes de pédoncules, les écailles sont larges et longues, appliquées et décurrentes, mesurant 3 centimètres de long sur 2 à 3 centimètres de large. La grappe spiciforme mâle mesure 7 centimètres de long sur 3 de large. Le capitule femelle a 4 centimètres de long sur 2^{cm},5 de large. Portée par un pédicelle de 10 millimètres de longueur, la fleur mâle a quatre, rarement cinq sépales égaux et réfléchis. Sa bractée mère, au lieu d'être épaissie et tronquée au sommet, comme d'ordinaire, a son extrémité jaune pâle arrondie et ordinairement marquée de trois petites dents obtuses, parfois de deux ou de quatre dents. Ce caractère distingue aussitôt cette espèce, que je nommerai d'après lui B. dentée (*B. dentata* v. T.).

Enfin M. Marche a récolté aux îles Mariannes, le 9 janvier 1889, des échantillons conservés dans l'alcool (n° 183) d'une Balanophore, représentée aussi seulement par cinq pédoncules florifères, quatre mâles et un femelle, sans le tubercule originel. Les écailles y sont grandes, imbriquées, creusées en écuelle et appliquées tout du long. La grappe spiciforme mâle ne mesure que 4 centimètres de long sur 3 centimètres de large. Le capitule femelle ovoïde, beaucoup plus petit, n'a que 2^{cm},5 de long sur 1^{cm},5 de large. La fleur mâle a cinq sépales égaux, disposés deux en arrière et trois en avant, quelquefois six et même jusqu'à huit. Sa bractée mère, en forme de croissant, est épaissie et tronquée au sommet. Ce sera la B. pentamère (*B. pentamera* v. T.).

2. *Groupement des espèces en deux sections.* — En résumé, le genre Balanophore, tel qu'il est restreint ici, comprend aujourd'hui vingt espèces, que l'on peut grouper en deux sections, suivant que l'inflorescence y est bisexuée à fleurs

mâles sessiles, ou unisexuée avec diœcie à fleurs mâles pédicellées, la première Eubalanophore (*Eubalanophora*) avec quatre espèces, la seconde Diphore (*Diphora*) avec seize espèces, de la manière suivante :

BALANOPHORA. Inflorescence...	bisexuée .... EUBALANOPHORA.	*B. fongosa.*
		B. Zollingerii.
		B. trimera.
		B. Forsteri.
	unisexuée avec diœcie... DIPHORA.	*B. dioica.*
		B. burmanica.
		B. affinis.
		B. alveolata.
		B. picta.
		B. indica.
		B. Thwaitesii.
		B. gigantea.
		B. decurrens.
		B. laxiflora.
		B. latipes.
		B. Pierrei.
		B. Boni.
		B. gracilis.
		B. dentata.
		B. pentamera.

De ces vingt espèces, douze, savoir les deux premières de la première section et les dix premières de la seconde section, sont anciennement décrites, les huit autres sont nouvelles.

3. *Distribution géographique.* — Ainsi composé, le genre Balanophore est localisé en Asie et en Océanie, mais y occupe une aire très étendue. Sur le continent asiatique, ses espèces croissent, en effet, depuis l'Inde à l'ouest, à travers la Birmanie, le Siam, la Cochinchine, le Cambodge et le Tonkin, jusqu'en Chine à l'est. Dans les îles de l'Océanie, on les a trouvées jusqu'à présent à Saleijer aux îles de la Sonde, à Luzon aux Philippines, aux Mariannes, à la côte orientale de l'Australie, à la Nouvelle-Calédonie, aux Nouvelles-Hébrides et aux îles Viti.

C'est du genre, ainsi constitué, pour le moment, par ces vingt espèces, qu'il s'agit de faire maintenant une étude sommaire, mais complète, en considérant successivement d'abord la conformation externe du corps adulte, puis la structure de chacune de ses parties : tubercule aphylle, tige feuillée et florifère, feuille écailleuse, fleur mâle, fleur femelle et fruit.

De ces vingt espèces, j'ai pu en examiner onze sur des échantillons secs de l'Herbier du Muséum, mais je me suis attaché surtout à l'étude de l'une des plus répandues, la B. indienne, dont j'ai trouvé dans les collections du Muséum une série d'échantillons dans l'alcool, récoltés aux Monts Nilghiri par Perrottet en 1837. Pour l'organisation florale, j'ai pu y adjoindre les échantillons dans l'alcool de la B. dentée et de la B. pentamère.

4. *Conformation externe du corps.* — Le rhizome de ces plantes se réduit, comme on sait, à un tubercule charnu, entier ou plus ou moins profondément lobé ou digité, sans aucune trace de racines, ni de feuilles, inséré sur la racine nourricière en un seul point, qui est la base étroite du premier âge prolongée en un court suçoir conique. La surface de ce tubercule est glabre, mais granuleuse, chagrinée et, en outre, marquée çà et là, dans la plupart des espèces, de remarquables pustules, lobées ou étoilées.

Parvenu à l'état adulte, il produit dans la profondeur de son extrémité et de celle de ses divers lobes, quand il est ramifié, un bourgeon endogène. Celui-ci, en croissant vers le haut, digère l'épaisse couche périphérique, qui l'entoure de ce qu'on appelle, ici comme chez les Champignons à appareil sporifère endogène, une *volve*, la perce au sommet et en sortant la déchire en plusieurs languettes. Finalement, il se dresse dans l'air en un rameau, portant sur ses flancs un plus ou moins grand nombre de feuilles écailleuses, isolées, libres et imbriquées, entouré à sa base par le tube denté de la volve primitive et terminé par un capitule, un épi, ou une grappe spiciforme de fleurs unisexuées. Tout autant que le rhizome, le rameau feuillé et florifère est totalement dépourvu de chlorophylle.

5. *Structure du tubercule.* — La série des sections transversales du rhizome tuberculeux pratiquées à diverses distances de son point d'attache, jointes à une section longitudinale médiane intéressant toute sa longueur, permet d'y reconnaître une structure remarquable par sa complication et dont le véritable caractère a été jusqu'à présent méconnu.

Considérons d'abord un rhizome non loin de son insertion

sur la racine nourricière et n'ayant encore que 5 à 6 millimètres de diamètre.

L'épiderme, dont la surface est irrégulière et comme chagrinée, est formé de grosses cellules inégales prolongées en papilles coniques, à membrane lignifiée dans toute son étendue et épaissie autour du sommet, où elle se termine d'ordinaire en une ou plusieurs pointes. Il est totalement dépourvu de stomates.

Au-dessous et sans discontinuité jusqu'au centre s'étend une écorce homogène, dont les grandes cellules à parois minces, ponctuées et cellulosiques ne laissent entre elles que de très petits méats. Elles sont pourvues d'un gros noyau et contiennent toutes, mêlée à leur protoplasme, cette substance résineuse particulière et incolore que Gœppert, en 1847, a nommée *balanophorine*. Dans les espèces où le rhizome est muni de pustules étoilées, celles-ci sont formées par autant de légères proéminences de la zone externe de l'écorce, revêtues par les grosses cellules papilleuses de l'épiderme, ici rapprochées en quatre, cinq ou six groupes rayonnants, en forme d'étoile ; en un mot, ce sont de courtes émergences spécialisées. Dans chacune d'elles, plusieurs des assises corticales externes, sans les épaissir, lignifient leurs membranes, comme l'épiderme lui-même, et en même temps arrondissent leurs cellules et les séparent latéralement ; il en résulte des méats longitudinaux, qui communiquent avec le dehors par la disjonction des cellules épidermiques superposées. C'est donc avec quelque raison, au point de vue physiologique du moins, qu'on a comparé ces pustules à des lenticelles. Au point de vue morphologique, elles en diffèrent beaucoup, étant d'origine primaire, tandis que les lenticelles, puisqu'elles appartiennent au liège, sont d'origine secondaire.

Dans cette écorce, on voit déjà bien à l'œil nu, disposés en cercle vers le milieu du rayon et tranchant par leur couleur jaune sur le blanc mat du parenchyme résineux ambiant, cinq cordons cylindriques, dont un plus gros, mesurant 1^{mm},5, un plus petit ne mesurant que 0^{mm},5, et trois d'épaisseur intermédiaire. Tout autour de chacun de ces cordons, l'assise la plus interne de l'écorce, dont les cellules sont plus petites et plus

plates, lignifie sans l'épaissir la membrane de ses faces latérales et transverses et forme ainsi un endoderme nettement différencié.

Chaque cordon commence par une couche épaisse, formée de quatre ou cinq assises de grandes cellules aplaties tangentiellement, à parois minces et ponctuées, à gros noyaux, qui diffèrent de celles de l'écorce à la fois parce que la membrane en est fortement lignifiée dans toute son étendue et parce que le contenu, exempt de balanophorine, est hyalin et coloré en jaune rougeâtre par une sorte de tannin : c'est le péricycle. Vient ensuite un anneau composé de tubes criblés et de cellules de parenchyme à membranes minces et cellulosiques : c'est un anneau libérien. Enfin, le centre est occupé par un massif formé de vaisseaux étroits, rayés, composés de cellules courtes à cloisons transverses persistantes, horizontales ou obliques, mélangés çà et là à des cellules également étroites, à parois minces et lignifiées : c'est un massif ligneux. Dans ce massif, se voient de très larges cellules isolées, cylindriques, à membrane mince, cellulosique et sans aucune sculpture, renfermant un énorme noyau appliqué contre la paroi et un contenu hyalin pourvu de gouttelettes d'huile essentielle, en un mot sécrétrices. Un peu plus longues que larges, elles sont superposées en files longitudinales, avec cloisons transverses persistantes et horizontales.

L'ensemble du cordon ainsi constitué, symétrique par rapport à son axe, est donc une stèle à faisceaux libéroligneux fusionnés latéralement et au centre, c'est-à-dire sans rayons ni moelle, mais avec un péricycle remarquable, et un bois primaire également très remarquable, surtout par ses files d'énormes cellules sécrétrices. En vue d'une discussion ultérieure, il est nécessaire de faire observer, dès à présent, que cette structure du cordon est celle d'une stèle de tige, c'est-à-dire à bois primaire superposé au liber et centrifuge, et non celle d'une stèle de racine, c'est-à-dire à bois primaire alterne au liber et centripète.

En résumé, au niveau où on l'examine actuellement, le rhizome est donc polystélique, avec cinq stèles disposées en cercle.

Dans chaque stèle, à partir d'un certain âge, le bord interne de l'anneau libérien et le bord externe du massif ligneux ont leurs éléments disposés en séries radiales, parce qu'ils proviennent du cloisonnement tangentiel répété d'une assise génératrice intercalée au liber et au bois. Cette assise produit donc du liber secondaire en dehors, du bois secondaire en dedans, en un mot un pachyte, qui épaissit progressivement la stèle.

Dans la plus grosse des cinq stèles, où il est le plus développé, et qui peut atteindre avec l'âge jusqu'à 3 millimètres d'épaisseur, le pachyte est formé de compartiments cribrovasculaires alternant avec des rayons parenchymateux aussi larges ou même plus larges qu'eux. Dans les compartiments, le liber secondaire est et demeure entièrement mou, formé de tubes criblés et de cellules de parenchyme ; le bois secondaire est composé de larges vaisseaux rayés, isolés dans une masse de fibres disposées en séries radiales et entremêlées de cellules de parenchyme lignifié ; on n'y voit pas trace de ces files de grandes cellules sécrétrices, qui abondent dans le bois primaire. Dans les rayons, qui comptent dix et jusqu'à vingt rangées cellulaires et qui s'élargissent encore en éventail dans leur région libérienne, les cellules sont isodiamétriques, aussi bien en long qu'en travers, et conservent leurs membranes cellulosiques. Vers le milieu de leur épaisseur toutefois, on voit çà et là une très large cellule qui, partant du bord interne du péricycle d'où elle émane, traverse de part en part horizontalement ou sous une faible obliquité tout le pachyte et vient, dans le bois primaire, appuyer son bord interne contre une de ses files de grandes cellules sécrétrices. D'abord continue et tubuleuse, tant que le pachyte est peu épais, elle se cloisonne plus tard transversalement et devient une file de grandes cellules, toutes pareilles par leur dimension, leur forme et leur contenu aux files sécrétrices du bois primaire. L'ensemble de ces cellules tubuleuses radiales et plus tard de ces files de cellules radiales constitue à l'intérieur du pachyte un appareil sécréteur transversal, qui continue la fonction de l'appareil sécréteur longitudinal du bois primaire. Il est à remarquer que, bien qu'il soit inclus dans le pachyte, cet appareil sécréteur radial ne lui appartient pas, puisqu'il ne procède pas de

l'assise génératrice ; il n'est pas secondaire, mais primaire, joignant au début et continuant de joindre par la suite à travers toute la période secondaire, à mesure qu'ils vont s'éloignant l'un de l'autre, le péricycle en dehors et le bois primaire en dedans. Une telle disposition me paraît être, jusqu'à présent, sans exemple ailleurs.

Remarquons aussi que c'est ici, pour la première fois, que l'on observe la formation d'un pachyte à l'intérieur des stèles d'une tige polystélique.

Dans la zone corticale extérieure aux stèles, vers son milieu, ou un peu plus près des stèles que de l'épiderme, on voit de très minces cordons, espacés sur un seul cercle, au nombre de huit à dix au niveau considéré, les uns en superposition, les autres en alternance avec les stèles. Chacun d'eux se compose, en dedans, d'un paquet de tubes criblés mélangés de parenchyme, en dehors, d'un paquet de vaisseaux étroits, à épaississements spiralés, formés de cellules courtes à cloisons transverses persistantes et obliques, l'un et l'autre touchant directement les cellules ordinaires de l'écorce. Il n'y a autour d'eux ni cellules à membranes lignifiées pareilles à celles du péricycle de la stèle, ni cellules à cadres lignifiés pareilles à celles de l'endoderme qui entoure la stèle. Dans le paquet vasculaire externe, les vaisseaux, qui sont spiralés et non rayés comme le dit Gœppert, ont une forme et une sculpture très différentes de ceux du bois primaire de la stèle et il n'y a pas trace parmi eux des grandes cellules sécrétrices que celui-ci renferme. Bien que symétrique par rapport au plan radial, ce cordon n'est donc pas une méristèle, échappée quelque part de l'une des stèles, mais simplement un faisceau double, cribrovasculaire inverse, différencié directement dans l'écorce, cortical par conséquent.

Dans la région centrale de l'écorce, en dedans des stèles, on observe aussi quelques faisceaux pareils aux précédents, trois ou quatre seulement au niveau considéré, mais d'orientation variable, les uns tournant en dehors leur moitié criblée, que les autres tournent en dedans.

En résumé, au niveau où nous l'avons considéré jusqu'ici, la structure du rhizome est polystélique, avec stèles douées d'une structure, primaire et secondaire, remarquable et accom-

pagnées de faisceaux cribrovasculaires corticaux, situés les uns en dehors, les autres en dedans du cercle des stèles, les premiers toujours inversement orientés.

De ce niveau, si l'on descend vers la base d'insertion, à mesure que le diamètre du rhizome diminue, on voit les stèles se réunir progressivement par leurs flancs, se réduire à quatre, à trois, à deux et finalement à une seule, qui se prolonge dans l'axe du suçoir et dont les vaisseaux s'anastomosent directement avec ceux de la racine nourricière. De même, les faisceaux cribrovasculaires, tant internes qu'externes, se rapprochent d'abord et se fusionnent çà et là par leurs flancs en diminuant de nombre; puis, ils s'unissent progressivement aux stèles et disparaissent comme tels. Cette union n'est d'ailleurs que très imparfaite. Arrivé à petite distance de la stèle dont il se rapproche, le faisceau cribrovasculaire inverse du cercle externe perd complètement sa moitié externe vasculaire et ne se prolonge que par sa moitié interne criblée. Celle-ci traverse l'endoderme, entre dans l'assise externe du péricycle et rampe dans son épaisseur en s'amincissant, avant de s'y terminer. Elle ne pénètre pas davantage dans le péricycle, elle ne le traverse pas pour aller unir ses tubes criblés à ceux du liber de la stèle, comme il était naturel de le supposer. Du moins, je n'ai jamais pu observer ni cette pénétration, ni cette union. Il en résulte que tout le système des faisceaux cribrovasculaires, tant externes qu'internes, est et demeure localisé dans l'écorce, presque indépendant du système des stèles, sans aucune continuité, ni par les vaisseaux, ni par les tubes criblés, entre les deux systèmes, dont toute la relation se borne à une simple et courte contiguïté.

Du niveau primitif, si l'on remonte maintenant dans le rhizome, à mesure que son diamètre s'accroît, on voit les stèles s'y ramifier progressivement et augmenter de nombre. A cet effet, chacune d'elles tour à tour s'élargit tangentiellement en forme de ruban, puis s'étrangle radialement en son milieu et en forme deux côte à côte. Avec un diamètre de 8 millimètres, par exemple, il y a déjà dix stèles au lieu de cinq; avec un diamètre de 12 millimètres, il y en a treize, encore toutes sur un seul cercle. Avec une épaisseur plus grande, les stèles, plus nombreuses, ne sont plus toutes rangées en un seul cercle;

il y en a de plus externes et d'autres plus internes : d'où quelque dissémination. Un tubercule mesurant 25 millimètres d'épaisseur en a, par exemple, une vingtaine de grosseurs inégales, dont plusieurs étalées tangentiellement en forme de ruban parce qu'elles sont en voie de division.

De même, à mesure qu'on s'élève, on voit les faisceaux cribrovasculaires, tant les externes que les internes, se diviser latéralement et augmenter de nombre. Les externes demeurent espacés en un seul large cercle et tous ont leurs tubes criblés internes et leurs vaisseaux externes, en un mot sont orientés en sens inverse, comme au début. Les internes se rangent aussi sur un seul cercle, mais très étroit, dans lequel ils sont très rapprochés, séparés seulement par des rayons de une à trois séries de cellules, et tous ou presque tous ont les tubes criblés en dehors, les vaisseaux en dedans, en un mot sont orientés normalement. Dans le rhizome de 8 millimètres de diamètre et à dix stèles cité plus haut, par exemple, on compte treize faisceaux espacés dans le cercle externe et douze faisceaux rapprochés dans le cercle interne, dont deux seulement, côte à côte, orientés inversement ; en outre, la région centrale a deux pareils faisceaux inverses. Dans le rhizome de 25 millimètres d'épaisseur et à vingt stèles cité plus haut, on compte une vingtaine de faisceaux externes et tout autant de faisceaux internes, dont plusieurs en voie d'étalement tangentiel et de division, disposés en un cercle irrégulier.

Outre cette augmentation numérique par voie de division latérale, il y a, du côté externe, formation de faisceaux cribrovasculaires nouveaux. A cet effet, on voit çà et là, en quelque point du bord externe de l'une des stèles, une ou côte à côte plusieurs cellules de l'assise péricyclique externe se recloisonner et produire, en différenciant leurs petites cellules, un fascicule de tubes criblés mêlés de parenchyme. Après avoir séjourné là quelque temps, dans l'épaisseur de l'assise externe du péricycle, ce fascicule se dirige vers l'extérieur en montant dans l'écorce. A une petite distance de la stèle, les cellules corticales situées sur sa face externe se recloisonnent à leur tour et produisent, en différenciant leurs cellules, un fascicule de vaisseaux à épaississements spiralés. Ainsi complété, devenu cribrovasculaire avec orienta-

tion inverse et intercalé aux anciens dans le même cercle, le nouveau faisceau ne peut plus désormais en être distingué. En remontant, on assiste ainsi à la séparation des faisceaux externes d'avec les stèles, comme on a, tout à l'heure, en descendant, assisté à l'union des deux systèmes. Cette marche inverse confirme d'ailleurs pleinement la conclusion formulée plus haut au sujet de l'indépendance des deux systèmes conducteurs du rhizome, l'un stélique, l'autre cortical, qui ne s'unissent que çà et là et très faiblement, par simple et incomplète contiguïté.

Quand le tubercule est lobé, chaque lobe possède la même structure, parce qu'il reçoit du tronc une partie des stèles qui le constituent au niveau où il se détache, avec les faisceaux cribrovasculaires corticaux correspondants, tant internes qu'externes.

6. *Structure du rameau endogène, feuillé et florifère.* — Issu du rhizome çà et là, par voie endogène, dans l'extrémité d'un des lobes quand il est lobé, le rameau feuillé et florifère, qu'il soit bisexué comme dans les espèces de la section Eubalanophore, ou unisexué avec diœcie comme dans celles de la section Diphore, offre la même structure dans toute sa longueur. Considérons-la vers le milieu.

L'épiderme, qui est parfaitement lisse, est formé de petites cellules à face externe plane, cutinisée mais non lignifiée, renfermant de la résine comme celles de l'écorce sous-jacente. Il est dépourvu de stomates. Au-dessous s'étend, sans discontinuité jusqu'au centre, une écorce homogène formée de cellules polyédriques à parois minces et cellulosiques, contenant toutes de la balanophorine. Dans cette écorce, il n'y a aucune stèle, mais seulement, disséminés, à partir d'une certaine profondeur, dans toute sa région centrale, un grand nombre de petits faisceaux cribrovasculaires, conformés comme ceux du rhizome et tournant d'ordinaire leur moitié criblée en dehors, leur moitié vasculaire en dedans, orientés par conséquent normalement, comme ceux de la région corticale interne du rhizome. Certains sont en voie de division, ce qui en trouble pour le moment l'orientation. La partie vasculaire, toujours moins volumineuse que la

partie criblée, s'y réduit parfois à quelques vaisseaux spiralés étroits, ou même manque çà et là complètement.

Une telle structure est certainement astélique. Mais peut-on la dire schizostélique, comme on y est porté tout d'abord ? L'absence simultanée autour de chaque cordon d'un péridesme et d'un endoderme conduit déjà à en douter, en montrant que ce cordon est bien un simple faisceau et non une méristèle. Mais, pour résoudre définitivement la question, il faut savoir comment, à la base d'insertion du rameau sur le rhizome, se comportent les deux systèmes conducteurs indépendants qu'on y a observés, celui des stèles et celui des faisceaux cribrovasculaires. C'est ce que va nous apprendre la série des coupes transversales et longitudinales dans cette base d'insertion.

7. *Passage de la structure du rhizome à celle du rameau feuillé.* — Une coupe transversale d'un lobe du rhizome produisant un rameau feuillé, pratiquée profondément au-dessous de la base de ce rameau, y montre la structure décrite plus haut avec, par exemple si le lobe a 8 à 10 millimètres de diamètre, huit stèles, une dizaine de faisceaux cribrovasculaires inverses très espacés dans la zone corticale externe et une dizaine de pareils faisceaux orientés normalement et en voie de division dans la région centrale de l'écorce. Un peu plus haut, une scission circulaire se fait dans le parenchyme entre le cercle des faisceaux les plus externes de la région centrale, prolongements de ceux du cercle unique qui existe plus bas dans le rhizome, et les autres faisceaux disséminés dans cette région, branches issues de la ramification progressive des premiers vers l'intérieur. L'épaisse couche externe ainsi séparée, renfermant tous les faisceaux inverses du cercle externe, toutes les stèles et aussi les faisceaux directs périphériques de la région centrale, constitue la volve, qui entoure d'une gaine la base du rameau, après qu'il l'a digérée en haut et percée au sommet. Le cylindre interne, composé de la région centrale de l'écorce du rhizome et des faisceaux cribrovasculaires normalement orientés qu'elle renferme, constitue le rameau. Les faisceaux s'y divisent d'ailleurs rapidement tant dans le sens du rayon que latéralement, et à peine la séparation d'avec la volve est-elle complète

qu'on en compte déjà plus de vint-cinq, disséminés dans toute la région centrale. Ce nombre augmente encore à mesure qu'on s'élève dans le rameau, et l'on arrive ainsi, vers le milieu de sa longueur, à la structure qui vient d'être décrite.

Ainsi, les deux systèmes conducteurs qui coexistent dans le rhizome, le système stélique et le système cortical, lui sont et lui demeurent propres; ils n'en sortent pas. Seul, le système des branches émises vers l'intérieur par les faisceaux cribro-vasculaires corticaux directs du cercle interne au-dessous du niveau où naît le bourgeon endogène se prolonge dans le rameau feuillé et florifère, auquel il est destiné et auquel il appartient déjà en propre dans l'extrémité fertile du rhizome.

Ainsi composé seulement d'un épiderme et d'une écorce renfermant des faisceaux cribrovasculaires qui lui appartiennent en propre, dépourvu à la fois de stèle, unique ou multiple, et de méristèles, le rameau endogène des Balanophores nous offre donc un type de structure inconnu jusqu'ici chez les plantes vasculaires. Ce type peut être dit *astélique*, en prenant ce mot dans toute sa généralité, exclusive aussi bien de toute méristèle que de toute stèle. Les termes : endoderme, péricycle, rayons, moelle, liber, bois et faisceau libéroligneux, sont ici sans emploi et doivent être écartés avec soin. Les mots : épiderme, écorce, faisceau criblé, faisceau vasculaire et faisceau cribro-vasculaire, sont seuls à employer ici.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que le type de structure caulinaire ainsi défini est précisément celui que l'on attribuait à la totalité des plantes vasculaires avant l'introduction dans la Science de la notion de stèle et de méristèle. On y décomposait alors la tige, comme on sait, en épiderme, tissu fondamental (Grundgewebe des auteurs allemands) et faisceaux fibrovasculaires (Fibrovasalstränge). Une analyse plus approfondie avait fait peu à peu disparaître ce type de toutes les classes des Rhizophytes. Le voilà qui reparaît aujourd'hui dans un groupe particulier de la classe des Dicotyles, mais seulement, il est vrai, dans une portion de la tige, la portion dérivée, car l'autre portion, la portion primitive, y offre la plus belle et la plus complète manifestation actuellement connue du type polystélique.

8. *Opinions des anciens auteurs sur la structure du rhizome et du rameau feuillé.* — Bien que les recherches des premiers anatomites qui ont étudié ces plantes aient porté sur des échantillons récoltés à Java par Blume et par Junghühn, qui n'appartiennent pas au genre Balanophore, tel qu'on le restreint ici, mais bien au genre Balanielle qui sera étudié plus loin, comme la structure du corps végétatif, notamment du rhizome et du rameau feuillé. demeure essentiellement la même chez toutes Balanophorées, il convient dès à présent de rappeler ici les diverses manières de voir qui ont été publiées jusqu'ici sur ce sujet.

Déjà en 1821 R. Brown supposait que, dans la B. fongeuse et la B. dioïque, la racine hospitalière contribue à la formation du tubercule pour une part de support et de protection qu'il ne précisait pas davantage, mais qui lui permettait de la comparer à une galle produite par la piqûre d'un insecte (1).

Blume, en 1827 (2), et plus tard Unger, en 1840 (3), ont mieux précisé cette manière de voir. Ayant remarqué dans le tubercule des espèces de Java de gros cordons ligneux partant du point d'insertion, qu'ils regardaient comme autant de ramifications de la racine nourricière dans le corps du parasite, ils ont considéré, en conséquence, le tubercule comme un « corps intermédiaire », résultant de l'intime pénétration des deux organismes, quelque chose comme ce qu'on appellerait aujourd'hui une symbiose. Tout de même, ne disait-on pas naguère que les Lichens sont une « classe intermédiaire » entre les Cham-

(1) R. Brown, *An Account of a new Genus of plants named Rafflesia* (Trans. of the Linn. Society of London, XIII, Pars I, p. 201, 1821). — A la page 227, l'auteur s'exprime ainsi : « The nature of this connection is such, as can only be explained on the supposition that the germinating seed of the parasite excites a specific action in the stock, the result of which is the formation of a structure, either wholly or in part, derived from the root, and adapted to the support and protection of the undeveloped parasite ; analogous therefore to the production of galls by the puncture of insects ».

(2) Blume, *Enumeratio plantarum Javæ*, I, p. 87, 1837. — A la page 86, l'auteur écrit : « Corpus intermedium e Fici radicibus nascitur, naturæ carnosæ, atque intime coadunatum cum ejus stratis lignosis superficialibus, ... ».

(3) Unger, *Beiträge zur Kentniss der parasitischen Pflanzen* (Annalen der Wiener Museums, II, p. 13, 1840). — A la page 26 et à la page 33, l'auteur écrit : « Ein Theil des Gefässsystems der Nährpflanze wird in den Wurzelstock der Parasiten aufgenommen, und dadurch ein Körper gebildet, der sowohl diesem als der Nährpflanze angehört ».

pignons et les Algues? Adoptée par Junghühn en 1841 (1), cette manière de voir a été fortement appuyée la même année par Gœppert, dans une étude anatomique très détaillée de ces mêmes espèces de Java, accompagnée de figures et très remarquable pour l'époque (2), sur laquelle il est donc nécessaire d'insister.

L'auteur distingue tout d'abord dans le tubercule deux choses : des faisceaux vasculaires (Gefässbündeln), qui appartiennent partie à la plante hospitalière, partie au parasite, et un parenchyme enveloppant et interposé, qui appartient tout entier au parasite (p. 233). C'est le parenchyme, ici hors de discussion, qu'il étudie en premier lieu (p. 234). Il y constate dans toutes les cellules la présence d'un noyau avec nucléole et l'absence complète de grains d'amidon, mais par contre la présence constante d'une cire spéciale, différant de la cire ordinaire notamment par sa viscosité et par sa moindre fusibilité, à laquelle il donne le nom de *balanophorine*, qui depuis lui a été conservé. Cette cire y est tellement abondante qu'elle peut être utilisée pour l'éclairage. En fait, dans un travail exécuté à Java sur ces mêmes espèces au cours des années précédentes, rédigé en 1837 mais publié seulement en 1841, Junghühn rapporte que, dans les montagnes boisées où ces plantes abondent, les indigènes, après en avoir broyé les tubercules, enduisent de la bouillie de minces bâtonnets de Bambou, qui, allumés après dessiccation, brûlent doucement avec une flamme claire et sans odeur, comme des chandelles. C'est une branche d'insdustrie et de commerce (3).

L'étude des propriétés chimiques et de la composition élémentaire de cette substance ternaire a été faite par Poleck à la demande de Gœppert, qui l'a publiée un peu plus tard en 1847 (4). Il en résulte qu'elle doit sa viscosité et en même

(1) Junghühn, *Ueber Javan'sche Bulanophoreen* (Nova Acta Acad. Nat. Curiosorum, XVIII, Supp. I, p. 204 et 209, 1841).

(2) Gœppert, *Ueber den Bau der Balanophoren* (Nova Acta, XVIII, Suppl. I, p. 228, pl. 1-3, 1841).

(3) Junghühn, *Ueber Javan'sche Balanophoreen* (Nova Acta, XVIII, Supp. I, p. 222, 1841.

(4) Poleck, *Chemische Untersuchung des wachsähnlichen Bestandtheiles der Balanophora* (Nova Acta, XXII, p. 161, 1847).

temps la faible et agréable odeur qu'elle exhale en brûlant à une très petite quantité d'huile essentielle. Elle-même appartient à la catégorie des résines plutôt qu'à celle des cires, dont elle se distingue par sa friabilité, sa faible fusibilité, son action sur les acides et les bases et aussi par ce qu'elle s'électrise par le frottement.

Liant nécessairement, comme c'était l'opinion régnante à cette époque, l'existence de l'épiderme à celle des stomates et constatant l'absence de ceux-ci dans l'assise périphérique du parenchyme, Gœppert en conclut l'absence totale d'épiderme et se borne à remarquer que la couche externe en est plus résistante et plus durable que la région centrale. Quant aux verrues étoilées, d'ordinaire à cinq branches, régulièrement espacées à la surface du tubercule dans plusieurs de ces espèces javanaises, comme il sera dit plus loin, à part la grandeur de leurs cellules, il n'y voit rien de remarquable et leur rôle lui demeure inexpliqué.

Passant ensuite aux faisceaux vasculaires (p. 237), il en distingue de deux sortes, appartenant, les uns épais à la plante nourricière, avec gros vaisseaux ponctués et cellules de prosenchyme, les autres minces au parasite, avec vaisseaux rayés et cellules allongées contenant des noyaux.

Les premiers, qui partent du point d'insertion, au nombre de 2, 3 ou 4, et s'enfoncent progressivement dans le parenchyme, sont des prolongements du corps ligneux, revêtus par l'écorce, c'est-à-dire de véritables ramifications de la racine nourricière (p. 240). Ils s'élèvent dans le tubercule en se ramifiant à plusieurs reprises, sans s'anastomoser, en s'amincissant à mesure et enfin terminent leurs dernières branches vers la périphérie; ils y restent donc confinés. Leur écorce, qui est pour nous la zone composée du péricycle en dehors et de l'anneau libérien primaire en dedans, diffère nettement et brusquement, sans aucune transition, du parenchyme ambiant par la dimension moitié moindre de ses cellules et par leur contenu, dépourvu de cire, mais renfermant une matière rouge brun astringente. Elle enveloppe directement le corps ligneux, formé, suivant lui, de gros vaisseaux ponctués isolés et de cellules de prosenchyme (pl. II, fig. 28 et 30) ; dans les fais-

ceaux les plus gros, celui-ci offre au centre une moelle et des rayons médullaires, qui disparaissent dans les branches plus étroites ; il en est ainsi, comme on sait, dans le corps ligneux des racines ordinaires. On reviendra plus loin sur cette prétendue ressemblance de structure entre le corps ligneux des cordons, qui est primaire, et celui de la racine hospitalière, qui est secondaire, invoquée ici comme un argument en faveur de leur identité.

Les faisceaux vasculaires propres au parasite apparaissent dans le tubercule immédiatement au-dessus de sa base d'insertion, au milieu du parenchyme, et de là s'y élèvent d'abord dans toute sa longueur en se ramifiant progressivement sans s'anastomoser, puis pénètrent dans le rameau endogène, pour s'y terminer au sommet dans les fleurs mâles ou à la base de fleurs femelles. Chacun d'eux se compose de quelques vaisseaux à cellules courtes presque vermiformes, qu'il dit rayées (pl. II, fig. 30) et de quelques cellules de parenchyme dépourvues de cire, mais munies de gros noyaux. L'auteur ne dit rien, il est vrai, de la situation de ces faisceaux dans le tubercule par rapport aux prétendues ramifications de la racine nourricière, mais les figures les représentent, en coupe transversale, disposés les uns en dehors, les autres en dehors d'elles (pl. 1, fig. 9, 10, 22, 23).

Comme on le voit par ce court résumé, le travail de Gœppert semble confirmer en tout point, pour les espèces de Java, la notion du « corps intermédiaire » introduite dans la science pour ces mêmes espèces par Blume et Unger. Il paraît en résulter, en effet, que le tubercule est un composé de deux organismes, intimement enchevêtrés quoique entièrement indépendants, savoir un système ramifié de radicelles appartenant à la plante nourricière et un rhizome sans racines ni feuilles, moulé sur lui, pénétré par lui, appartenant au parasite, rhizome qui ensuite produit seul et par voie endogène les rameaux feuillés et florifères par où s'achève son développement. Il ne pouvait guère en être autrement, vu l'état très imparfait de l'anatomie végétale à cette époque, où l'on ne connaissait ni le liber avec ses tubes criblés, ni la stèle avec ses diverses régions, ni la distinction entre une stèle de tige et une stèle de racine, ni la

polystélie, ni les méristèles, ni les faisceaux criblés, vasculaires et cribrovasculaires corticaux : toutes notions indispensables, on l'a vu, à l'exacte solution du présent problème. Et pourtant, puisqu'il constate quelque part en passant (p. 240), avec juste raison, la ressemblance des gros faisceaux vasculaires du tubercule avec ceux du rhizome des Fougères, qui sont aussi, comme on sait aujourd'hui, les stèles d'une tige polystélique, et qui appartiennent bien certainement à la même plante que le parenchyne ambiant, ne semble-t-il pas qu'il eût pu partir de là pour combattre, au contraire, la double nature du « corps intermédiaire » et en démontrer l'unité ?

Jusqu'ici il n'a été question que des espèces de Java, qui ne sont pas des Balanophores, comme il a été dit, mais des Balanielles, sur lesquelles on reviendra plus loin. Avec Griffith en 1846 et M. J. Hooker en 1856, entrent en scène les espèces de l'Inde, qui appartiennent la plupart au genre Balanophore, objet du présent chapitre ; une seule revient au genre Polypléthie et une autre au genre Bivolve, qui seront étudiés plus loin avec quelque détail. Griffith a étudié quatre Balanophores et une Polypléthie (1). Bien qu'ignorant les recherches précédentes, notamment celles de Gœppert, il admet aussi que la racine de la plante nourricière se ramifie à l'intérieur du tubercule, mais en perdant son écorce tout le long de la surface d'union (p. 96). C'est donc encore le « corps intermédiaire », mais compris d'une façon un peu différente et assez inexplicable. Il n'entre pas d'ailleurs dans le détail de la structure, ne voit même pas que les faisceaux vasculaires y forment deux systèmes très différents, déjà distingués par Unger en 1840, et fait la faute de représenter en coupe longitudinale les gros faisceaux du tubercule comme se prolongeant dans tout le rameau feuillé jusqu'au sommet du capitule terminal (pl. IV, fig. 14). Il n'y a donc, pour le sujet qui nous occupe en ce moment, rien à tirer de ce travail.

M. J. Hooker, dont le Mémoire embrasse la famille des Balanophoracées tout entière dans sa plus large extension (2), a étudié la structure du tubercule et du rameau endogène

(1) Griffith, *On the Indian species of Balanophora* (Trans. of the Linn. Society of London, XX, p. 93, 1846).

(2) J. Hooker, *On the Structure and Affinities of Balanophoreæ* (Trans. of the Linn. Society of London, XXII, Pars I, p. 1, 1856).

principalement dans deux Balanophores, la B. dioïque et la B. fongeuse, et dans une Bivolve, la B. involucrée. Il connaît la manière de voir défendue pour les espèces de Java par Gœppert, dont il apprécie hautement les recherches et résume les conclusions (p. 7). En ce qui concerne le parenchyme, il ne peut que les confirmer pleinement. Mais pour les faisceaux vasculaires, il y fait trois objections.

D'abord, l'étude des tout premiers états du tubercule, que n'avait pas pu faire Gœppert, lui a montré, notamment dans la Bivolve involucrée (pl. VI, fig. 7 et 8), le premier faisceau vasculaire naissant dans son axe à quelque distance du point de contact, puis descendant sans doute, ce dont il n'a pas pu s'assurer directement, pour établir finalement ses vaisseaux en contact avec ceux de la racine nourricière (p. 8). C'est l'inverse qui devrait avoir lieu dans l'opinion soutenue par Gœppert. En second lieu, par des dissections minutieuses et après bien des hésitations et des retours d'opinion, qu'explique la grande difficulté du sujet, il a fini par se convaincre que le système des faisceaux du rameau feuillé, au lieu d'être complètement indépendant du système des faisceaux du tubercule, comme l'admettait Gœppert, s'y réunit au contraire, vers la base (p. 9). Si l'on se rappelle combien, d'après nos observations relatées plus haut, l'union des faisceaux cribro-vasculaires du cercle interne du tubercule, dont les branches passent dans le rameau feuillé, avec les stèles à la base, est imparfaite et délicate, on s'étonnera bien moins des hésitations de l'auteur que de sa conviction finale. Quant à la conformation différente des vaisseaux dans les deux systèmes, observée par Gœppert, qui s'y est gravement trompé, comme on le dira plus loin, elle est pourtant très réelle, on l'a vu, mais c'est à tort, semble-t-il, que M. J. Hooker l'attribue à la différence d'âge et de proportion du tubercule et du rameau endogène, puisqu'ils coexistent côte à côte dans le premier.

En somme, de ces trois objections, la première seule est véritablement décisive, car pour la seconde l'union des faisceaux du parasite avec ceux des ramifications de la racine nourricière qui les pénètre n'aurait rien que de très naturel. Encore cette objection était-elle à cette époque, comme l'auteur en convient

d'ailleurs (p. 8), soumise à une grave critique, tenant à la grande ressemblance, admise par tous, sans conteste, entre la conformation de chacun des cordons vasculaires du tubercule et celle de la racine nourricière. Aujourd'hui, que l'on sait distinguer une stèle de tige d'une stèle de racine, qu'on connaît la polystélie de la tige et qu'on sait fausse la ressemblance en question, cette critique tombe d'elle-même, et l'objection reprend toute sa valeur.

Quoi qu'il en soit, il semble qu'à la suite de ces objections M. J. Hooker aurait pu rejeter nettement le « corps intermédiaire » à double origine des auteurs précédents et proclamer l'unité de composition du rhizome en l'attribuant tout entier au parasite. C'est ce qu'il n'a fait pourtant, du moins explicitement, en aucun point de son Mémoire, peut-être par égard pour la grande et légitime autorité anatomique de Gœppert. Dans ces conditions, on comprend que M. de Solms-Laubach ait cru devoir plus tard, en 1868, examiner à nouveau la question (1).

Après avoir rappelé les conclusions de Gœppert et les objections de M. J. Hooker, il rapporte les résultats de ses propres observations sur la Balanophore dioïque de l'Inde et la Balanielle globeuse de Java (p. 533). Il constate que les cordons vasculaires du tubercule y pénètrent en rayonnant à son insertion sur la racine nourricière, s'y élèvent en se ramifiant jusque vers la périphérie et possèdent la même structure que la racine mère, ce qui parle en faveur de l'opinion de Gœppert. Il faut remarquer ici qu'en 1868, pas plus qu'en 1841 et en 1856, on ne savait encore distinguer une stèle de tige d'une stèle de racine et que la notion de polystélie était loin d'avoir été introduite dans la Science. Pour ce qui est soit de la complète indépendance des deux systèmes admise par Gœppert, soit de leur union à la base reconnue par M. J. Hooker, il lui semble, d'après l'étude d'un tubercule de B. fongeuse, que c'est le second auteur qui a raison. Enfin, quant au mode de développement du premier cordon vasculaire axile dans le très jeune tubercule, qui a

(1) Solms-Laubach, *Ueber den Bau und die Entwickelung der Ernährungs organe parasitischer Phanerogamen* (Jahrb. für wiss. Botanik, VI, p. 509, 1868).

fourni, comme on le sait, à M. J. Hooker sa principale objection, il se borne à citer l'un des passages où ce développement est décrit (p. 3) et à le trouver très insuffisant : « bei weitem nicht ausführlich und deutlich genug » (p. 535).

En somme, tout en penchant fortement vus l'opinion de Gœppert, il reste dans l'incertitude et, sans conclure, termine en ces termes sa discussion : « Vergleicht man hiermit Gœppert's gewichtige Gegengründe, wie sie sich bei der anatomischem Untersuchung der erwachsenen Knolle ergeben, so wird man unbedingt zu den Ueberzeugung kommen, dass die Acten über diesen Gegenstand noch nicht geschlossen und weitere Erklärungen darüber nur durch neue, entwickelungsgeschichtliche Unstersuchungen gewonnen werden können » (p. 535). En deux mots, la question reste ouverte et appelle de nouvelles recherches.

Les choses étant restées depuis et demeurant encore aujourd'hui dans cet état, on comprend que l'opinion défendue par Gœppert ait continué jusqu'à ce jour à être admise sans conteste par tous les botanistes qui n'ont pas fait de ce sujet une étude personnelle, entre autres Eichler en 1869 (1), Sachs en 1882 (2), M. Engler en 1889 (3) et M. Solereder en 1899 (4). Le présent travail me paraît avoir profondément changé cette situation et justifié pleinement les doutes et les objections formulés à ce sujet par M. J. Hooker, mais sans succès, il y a plus d'un demi-siècle.

D'autant plus qu'il nous reste, pour terminer, à examiner un point important que, pour ne pas mêler les questions, nous avons dû réserver à plusieurs reprises dans ce qui précède. Il s'agit de la prétendue ressemblance de structure, admise par tous les auteurs, entre le corps ligneux des cordons du tubercule et celui de la racine hospitalière, laquelle, si elle était vraie, serait un fort argument en faveur de leur identité. Mais elle est fausse et repose sur une grosse erreur. Gœppert, en effet, a décrit et figuré (p. 241, pl. II, fig. 28 et 30) le corps ligneux des cordons du tubercule comme formé de larges vaisseaux ponctués, isolés dans une masse de prosenchyme : d'où sa

(1) Eichler, *Flora brasiliensis*, IV, 2, p. 13, 1869.
(2) Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, I, p. 35, fig. 18, 1882.
(3) Engler, *Natür. Pflanzenfamilien*, III, 1, p. 246, fig. 156, C, 1889.
(4) Solereder, *Syst. Anatomie der Dicotyledonen*, p. 832, 1899.

ressemblance avec celui de la racine hospitalière, qui a réellement cette constitution. Mais on a vu plus haut (p. 155) qu'il n'en est pas du tout ainsi. Les larges éléments ne sont pas des vaisseaux, mais des files de très grandes cellules à membrane non sculptée, renfermant chacune un énorme noyau et de l'huile essentielle, en un mot des files sécrétrices. C'est la masse des éléments étroits, qui renferme les vaisseaux rayés, mêlés de cellules lignifiées. La ressemblance n'est donc qu'apparente et trompeuse; en réalité, la différence est profonde entre les deux corps ligneux et l'argument invoqué de ce chef disparaît. Il n'y a pas lieu d'insister ici sur cette autre différence fondamentale de structure, consistant en ce que le corps ligneux des cordons du tubercule est un bois primaire de tige sans moelle, c'est-à-dire à vaisseaux superposés au liber et centrifuges, tandis que celui de la racine nourricière est composé, au centre d'un bois primaire de racine sans moelle, c'est-à-dire à vaisseaux alternes au liber et centripètes, et à la périphérie d'un bois secondaire centrifuge. Cette différence ne pouvait pas, en effet, être connue des auteurs qui ont travaillé ce sujet avant 1870.

9. *Structure de la feuille.* — Seul, comme on sait, le rameau endogène porte des feuilles, comme lui entièrement dépourvues de chlorophylle. Elles sont isolées, sessiles et largement insérées, recevant de la tige au nœud un assez grand nombre, par exemple sept ou neuf, de ses faisceaux cribrovasculaires. Dépourvu de stomates, l'épiderme est parfois lignifié (B. pentamère, etc.), parfois en même temps papilleux (B. dioïque) sur la face inférieure, qui est externe et protectrice dans le jeune âge, quelquefois lignifié sur les deux faces (B. dentée, etc). L'écorce est, d'une face à l'autre, homogène, formée de cellules polyédriques sans méats, contenant toutes de la balanophorine. Plus rapprochés de l'épiderme en haut qu'en bas, les faisceaux cribrovasculaires n'ont, sur leur bord supérieur, qu'un petit nombre de vaisseaux très étroits et spiralés, et plusieurs en sont même tout à fait dépourvus, donc uniquement criblés.

10. *Inflorescence.* — Après avoir produit sur ses flancs un plus ou moins grand nombre de feuilles écailleuses, le rameau

endogène se termine par un cône plus ou moins allongé portant, serrées les unes contre les autres, un très grand nombre de fleurs unisexuées. Dans les espèces de la section Eubalanophore, le cône est bisexué, formant d'abord à sa base quelques verticilles de fleurs mâles, puis se couvrant d'innombrables fleurs femelles dans tout le reste de sa surface et jusqu'au sommet. Dans celles de la section Diphore, le cône est unisexué avec diœcie. Le cône mâle est couvert, dans toute sa surface et jusqu'au sommet, de fleurs assez grandes, sessiles dans le bouton, mais pédicellées à l'épanouissement; l'inflorescence est donc, en définitive, une grappe simple spiciforme. Le cône femelle est tout couvert aussi de fleurs d'une petitesse extrême, qui sont et demeurent presque sessiles; elles y sont entremêlees de petits appendices stériles renflés en massue, isolés, plus grands qu'elles d'abord, dont les sommets contigus les recouvrent et les protègent dans le jeune âge en donnant à la surface un aspect finement aréolé, puis s'écartent pour laisser passer les filaments qui les terminent; l'inflorescence est donc ici un capitule. Grappe et capitule sont protégés dans le jeune âge par les écailles supérieures du rameau, imbriquées autour du sommet.

11. *Fleur mâle.* — Qu'elles ne forment que quelques verticilles à la base d'un capitule bisexué ou qu'elles occupent toute la longueur d'une grappe spiciforme, les fleurs mâles sont pourvues chacune d'une bractée mère et n'ont rien autre chose entre elles ; elles ne sont pas, comme les fleurs femelles, entremêlées d'appendices stériles.

Creusées en gouttière et ordinairement épaissies et tronquées au sommet, les bractées mères entourent d'abord chaque bouton d'une sorte de maille qui, plus tard, après l'allongement du pédicelle, forme autour de sa base une sorte d'avéole.

Le pédicelle porte à son sommet un calice dont les sépales ordinairement au nombre de quatre, deux latéraux et deux antéro-postérieurs, sont libres, valvaires, égaux et se rabattant vers le bas le long du pédicelle après l'épanouissement. Comme les bractées, ils sont dépourvus de faisceaux cribrovasculaires.

L'androcée a quatre étamines épisépales, concrescentes par leurs faces internes ventrales dans toute leur longueur en un

synandre plein. La petite colonne résultant de la concrescence des filets, et qui contient, en conséquence, quatre faisceaux cribrovasculaires, porte à son sommet quatre anthères également concrescentes, munies chacune sur sa face externe d'une seule paire de longs sacs polliniques, reployés en fer à cheval à convexité supérieure et qui s'ouvrent par deux fentes de même forme au fond du sillon qui les sépare. Le pollen est formé de cellules nettement triangulaires, à exine lisse, avec trois pores germinatifs. Après sa chute et la disparition des débris des sacs polliniques, le synandre, dénudé dans toute sa longueur, paraît un simple prolongement du pédicelle au-dessus du calice réfléchi. Cette conformation de l'androcée est, comme on sait, la principale caractéristique du genre Balanophore, tel qu'on le définit ici.

12. *Fleur femelle.* — Qu'elles laissent, à la base du capitule, quelques verticilles de fleurs mâles constituées comme il vient d'être dit, ou qu'elles le recouvrent seules tout entier, les fleurs femelles sont toujours dépourvues à la fois de bractée mère, de pédicelle et de périanthe, et réduites à un pistil formé d'un seul carpelle. Directement insérés côte à côte sur le réceptacle, libres, mais juxtaposés dans toutes les directions, ces carpelles sont entremêlés, comme il a été dit plus haut, d'appendices stériles isolés, claviformes, plus gros et tout d'abord plus longs qu'eux, dont ils sont toujours indépendants au début et quelquefois le demeurent tous jusqu'à la fin. Mais souvent, par suite d'une croissance intercalaire de la région périphérique du réceptacle, ceux qui entourent immédiatement l'appendice sont soulevés avec lui dans une croissance commune et paraissent désormais insérés sur lui. C'est ce fait secondaire qui, mal interprété, a conduit Eichler, en 1873, à regarder les appendices comme autant d'axes secondaires, de ramuscules, portant chacun des fleurs femelles en épi, comme des « spadicelles », suivant son expression, et à considérer en conséquence l'inflorescence femelle comme étant composée, comme étant un capitule d'épis (1). La valeur morphologique de ces appendices, qui ont

(1) Eichler, dans A.-P. de Candolle, *Prodromus*, XVII, p. 143, 1873.

pour rôle de recouvrir et de protéger les carpelles dans le jeune âge, paraît tout autre. Comme on le verra plus loin à propos du genre Bivolve, où la chose est plus nette, il semble bien que ce sont tout autant de fleurs mâles avortées. Le capitule femelle tout entier ou la portion femelle du capitule bisexué de ces plantes serait donc primitivement androgyne, à fleurs femelles plus nombreuses, groupées autour des fleurs mâles solitaires.

Le carpelle se compose de trois parties : en bas un court filament, qui est le pétiole, au milieu un renflement ovoïde, qui est l'ovaire, en haut un prolongement filiforme à sommet entier, qui est le style. Par sa forme et son extrême petitesse, il ressemble à un archégone de Mousse ou d'Hépatique, comme Griffith l'a remarqué dès 1851 (1). Le pétiole est formé de quelques séries longitudinales de cellules toutes semblables, sans trace de faisceaux cribrovasculaires. Le style est plein et se compose aussi à la base de quelques files de cellules, dont le nombre diminue vers le sommet, occupé par une cellule unique. Sa surface est lisse, sans poils ni papilles, sans trace, par conséquent, de stigmate différencié. La structure de l'ovaire, qui est ici le point important, a été décrite par moi dans ses traits essentiels en 1896 (**32**, p. 305 et suiv.), d'après des échantillons dans l'alcool de la Balanophore indienne, récoltés aux Monts Nilghiri par Perrottet en 1837. Je l'ai retrouvée et complétée depuis sur des échantillons dans l'alcool de deux autres espèces de ce genre, la B. dentée et la B. pentamère.

La paroi du renflement ovarien, lisse comme le pétiole et le style, est formée d'abord d'une seule assise de cellules, qui est l'épiderme, entourant une cellule centrale plus grande et polyédrique, qui est donc sous-épidermique. De très bonne heure l'épiderme se dédouble par une cloison tangentielle et forme deux assises, dont l'externe agrandit ses cellules sans les diviser de nouveau, tandis que l'interne prend bientôt trois cloisons tangentielles successives en direction centripète et produit ainsi quatre assises de cellules plates, superposées radialement et beaucoup plus petites que celles de l'assise externe. La paroi se trouve ainsi formée en définitive de cinq

(1) *Loc. cit.*, p. 99, 1851.

assises cellulaires. C'est la cellule centrale qui est la cellule mère du prothalle femelle (1).

Pour le produire, son noyau se divise d'abord en deux suivant l'axe. Le noyau supérieur se loge sous le sommet, tandis que le noyau inférieur se place contre une paroi latérale et vers son milieu. Dès ce moment, se trouve déterminé l'unique plan de symétrie du carpelle, dont la face dorsale correspond au noyau supérieur, la face ventrale au noyau latéral. Là où le noyau latéral touche la paroi, la cellule s'accroît ensuite localement et forme une bosse à membrane mince qui, entraînant avec elle le noyau, s'allonge vers le haut parallèlement à la partie supérieure, qu'elle dépasse. La cellule se trouve ainsi courbée dans le plan de symétrie en forme d'U à branches inégales, son extrémité inférieure relevée dépassant son extrémité supérieure restée en place. Puis, le noyau situé dans chacune des extrémités se divise transversalement en deux dans le plan de symétrie. Après quoi, le noyau externe de la grande branche se divise longitudinalement dans le plan de symétrie, le noyau supérieur s'entourant de protoplasme dense et formant l'oosphère, le noyau inférieur descendant vers le protoplasme plus aqueux de la région inférieure. En même temps, le noyau interne de cette branche se divise transversalement dans la direction perpendiculaire au plan de symétrie et les deux noyaux juxtaposés s'entourent de protoplasme dense pour former les deux synergides.

L'oosphère et les deux synergides occupent donc ici l'extrémité primitivement inférieure du prothalle femelle et c'est cette situation, éminemment défavorable à la formation de l'œuf, qui explique le relèvement de cette extrémité vers le haut au-devant du tube pollinique. Dans la petite branche, qui forme l'extrémité supérieure du prothalle femelle restée en place, les deux noyaux issus de la première bipartition se divisent ordinairement de nouveau de la même manière, et donnent trois noyaux antipodiques, qui restent sous le sommet, et un quatrième, qui descend un peu vers le protoplasme

(1) Dans ma Note préliminaire de 1896 (*32*, p. 305), j'appelais endosperme ce qui est en réalité, et ce que j'appelle aujourd'hui, le prothalle femelle dans l'ensemble des Stigmatées.

hyalin de la région inférieure. Je n'ai pas vu toutefois que les deux quatrièmes noyaux inférieurs vinssent à se réunir dans la courbure, c'est-à-dire maintenant dans la mésocyste, en un noyau unique, comme c'est la règle, semble-t-il, partout ailleurs. Ils y demeurent, au contraire, très éloignés l'un de l'autre dans leurs branches respectives. Il arrive parfois que la seconde bipartition des deux noyaux ne s'opère pas dans la petite branche, qui alors ne possède pas de quatrième noyau inférieur.

Chez les Stigmatées, c'est ordinairement, comme on sait, à l'extrémité supérieure du prothalle femelle que se forme l'oosphère et que se produit l'œuf : il y a *acrogamie*. Ici, c'est à l'extrémité inférieure, relevée vers le haut dans le plan de symétrie pour faciliter le phénomène : il y a *basigamie*.

13. *Opinion des anciens auteurs sur la structure de la fleur femelle.* — Lors de sa publication, en 1896, la structure carpellaire, si simple et en même temps si singulière, que l'on vient de décrire, était en opposition formelle avec l'opinion admise alors par tous les botanistes, sur la foi d'observateurs tels que Griffith (1846), J. Hooker (1856), Hofmeister (1858) et Eichler (1873), d'après laquelle l'ovaire des Balanophores serait creusé d'une loge renfermant, attaché sous le sommet, un ovule pendant.

Pour Griffith (1), il s'agit, il est vrai, d'une Polypléthie, la P. polyandre, non d'une Balanophore. L'auteur a bien vu pourtant que la cavité centrale y est munie d'un noyau. C'est donc bien une cellule et non une loge. Mais alors comment peut-elle renfermer un ovule pluricellulaire, pendant de son sommet?

Pour M. J. Hooker (2), il s'agit d'une Bivolve, la B. involucrée, non d'une Balanophore. D'abord attaché au sommet de la loge et bicellulaire, l'ovule y devient finalement une masse compacte de cellules hexagonales remplissant toute la cavité.

Hofmeister a étudié, outre la Polypléthie polyandre et la Bivolve involucrée, deux vraies Balanophores, la B. dioïque et la B. fongeuse. L'ovule, qui remplit toute la cavité, y est, dit-il, « pendant, anatrope, nu, sans tégument, formé d'un petit

(1) *Loc. cit.*, p. 98, pl. VII, fig. 13, 15 et 16, 1846.
(2) *Loc. cit.*, p. 17, pl. V, fig. 11 à 14, 1856.

nombre de grandes cellules dont une, située près du sommet et qui n'est pas la plus grande, est le sac embryonnaire » (1). Mais la description détaillée qu'il en donne et les figures qui l'accompagnent sont tirées, non de ces deux Balanophores, mais seulement des deux premières espèces, à propos desquelles on y reviendra plus tard (2).

Enfin Eichler (3) et tous les auteurs qui ont suivi ont admis, purement et simplement, l'opinion de Hofmeister.

Quoi qu'il en soit, la contradiction était si flagrante que je désirais voir le plus tôt possible mes résultats contrôlés et confirmés par d'autres observateurs. Aussi ai-je été particulièrement heureux de la publication presque immédiate, en 1898, du beau Mémoire, accompagné de nombreuses figures, dans lequel M. Treub, reprenant sur une espèce commune à Java, qui n'est pas, il est vrai, une Balanophore, mais une Balanielle, la B. allongée, l'étude de la fleur femelle, dont il a pu suivre pas à pas tout le développement sur des matériaux frais, a retrouvé mes résultats dans tous les points essentiels. « Tout ce qui a été publié par Hofmeister sur l'organe femelle des *Balanophora* est donc erroné, conclut-il, et cela à tel point qu'on ne réussit pas à se rendre compte comment un investigateur d'un aussi grand mérite ait pu commettre de si graves erreurs » (4). On reviendra plus loin sur ce travail, en étudiant le genre Balanielle, mais il fallait dès à présent, vu l'importance du sujet, constater le complet accord des observations de M. Treub et des miennes.

14. *Développement de la fleur femelle en fruit.* — Si la structure du carpelle des Balanophores, au moment de l'épanouis-

(1) Hofmeister, *Neuere Beobachtungen über Embryobidung der Phanerogamen* (Jahrbücher für wiss. Botanik, I, p. 110, pl. X, fig. 6 à 13, 1858, et *Neue Beiträge zur Kentniss der Embryobildung der Phanerogamen* (Abhandl der Sächs. Gesellschaft der Wiss., VI, p. 585, pl. XIV et XV, 1859).

(2) Pour la B. dioïque, la fig. 1 de la pl. XIV du second Mémoire représente l'état très jeune, où la cellule mère du prothalle femelle encore droite a divisé longitudinalement son noyau en deux. L'auteur y a mis une cloison transversale qui n'existe pas. Les fig. 12 et 13 de la pl. X du premier Mémoire et de la pl. XV du second représentent des états avancés du développement de l'ovaire en fruit. Pour la B. fongeuse, les fig. 6 et 11 de la pl. XV du second Mémoire représentent aussi deux états de développement de l'ovaire en fruit.

(3) *Prodromus*, XVII, p. 143, 1873.

(4) Treub, *L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata* (*Annales du Jardin bot. de Buitenzorg*, XV, p. 1, pl. I à VIII, 1898).

sement de la fleur femelle, est maintenant bien connue, on ne sait pas encore, avec toute la précision désirable, si, conformément à la règle générale pour les Stigmatées, il s'y forme un œuf aux dépens de l'oosphère et un trophime aux dépens de la mésocyste. Dans la B. fongeuse, Hofmeister a bien vu et figuré, en 1859, un tube pollinique ayant parcouru suivant l'axe toute la longueur du style, pour venir appliquer son extrémité dilatée contre le sommet du sac embryonnaire. En suite de quoi, l'oosphère, seule persistante à ce sommet, s'est entourée d'une membrane résistante et est devenue l'œuf, tandis que le reste du sac embryonnaire s'est partagé, par une cloison longitudinale perpendiculaire au plan de symétrie de l'ovule, en deux cellules, début de l'albumen (1). C'est là tout ce qu'on en sait, et ce point important exige de nouvelles recherches.

Pour le développement de l'œuf ainsi formé en embryon et pour la formation définitive de l'albumen dans ce genre, on en est réduit aussi aux recherches de Hofmeister, qui a décrit la marche du double phénomène dans la B. fongeuse et la B. dioïque (2). C'est l'albumen qui commence. Ses deux premières cellules se partagent d'abord, par une cloison longitudinale perpendiculaire à la première, en quatre, puis, par une cloison transversale, en huit cellules. Celles-ci se multiplient ensuite par des cloisons obliques et le massif ainsi formé ne tarde pas à remplir toute la cavité. Pendant que l'albumen se développe ainsi, l'œuf s'allonge en tube dans son intérieur jusqu'à en atteindre le centre, puis se divise par une cloison transverse en deux cellules inégales, une petite interne, qui, par deux cloisons longitudinales rectangulaires, en forme bientôt quatre et constitue ainsi l'embryon, et une grande externe, qui demeure indivise et constitue le suspenseur.

C'est à cet état que le contenu de l'ovaire cesse de croître et entre en vie latente. L'embryon y demeure donc, du moins dans la B. dioïque, quadricellulaire. Quant à sa paroi, elle conserve sensiblement sa forme, sa dimension et sa structure, se bornant à épaissir et à lignifier en les ponctuant les mem-

(1) Hofmeister, *Neue Beiträge* (*loc. cit.*, p. 589, pl. XV, fig. 8 et 9, 1859).
(2) *Loc cit.*, p. 589, pl. XV, fig. 6 à 11 pour la B. fongeuse, fig. 12 et 13 pour la B. dioïque.

branes de ses cellules. Dans la couche interne, l'épaississement est uniforme tout autour, mais dans l'assise périphérique, dont les cellules sont plus grandes, comme on sait, il ne s'opère que sur les faces interne et latérales en forme d'U ; la face externe conserve mince sa membrane, qui s'affaisse par la dessiccation, ce qui donne à la surface du fruit un aspect finement alvéolé.

Malgré la grave erreur qu'il a commise dans la structure du carpelle avant la formation de l'œuf, en lui attribuant un ovule qui n'existe pas, cette seconde partie des résultats de Hofmeister, avec les figures qui les accompagnent et les appuient, me paraît mériter pleine confiance. Il serait injuste, à mon avis, de les regarder tous, à cause de cette faute initiale, comme nuls et non avenus, en creusant ainsi du même coup une grande lacune dans nos connaissances. Il ne serait pas légitime non plus de chercher ensuite à combler cette lacune indirectement, en étendant purement et simplement au genre Balanophore les faits probablement exceptionnels qui ont été observés plus récemment dans deux espèces de Java appartenant au genre Balanielle et sur lesquels on reviendra plus loin en étudiant ce genre. Pas plus qu'il ne serait légitime, par exemple, d'étendre à un genre quelconque de la famille des Polypodiacées les faits du même ordre rencontrés, comme on sait, dans une espèce du genre Ptéride (*Pteris*), la P. de Crête (*Pt. cretica*).

Mais tout de même, vu le discrédit qui peut résulter pour lui de cette première erreur, il est à désirer que de nouvelles recherches viennent bientôt contrôler l'exactitude des résultats de Hofmeister.

Avant lui, les auteurs considéraient tout le contenu du fruit comme un seul et même corps homogène, regardé par Griffith (1) et par M. J. Hooker (2) comme un embryon sans albumen, par Gœppert, au contraire (3), comme un albumen sans embryon. Ce corps était l'albumen, dans lequel l'embryon paucicellulaire, à cause de sa petitesse, restait inaperçu. Hofmeister a fait déjà bonne justice (*loc. cit.*, p. 592) d'un travail erroné publié

(1) *Loc, cit.*, p. 93 et p. 98, pl. VI, fig. 4, 5 et 6, 1846.
(2) *Loc. cit.*, p. 20, 1856.
(3) *Loc. cit.*, p. 257, 1841.

en 1850 par Weddell (1), où, dans le fruit mûr de la B. indienne, l'albumen est pris pour l'embryon, la partie interne du péricarpe pour l'albumen et le fruit tout entier pour une graine nue. Il n'y a donc pas à y revenir ici.

En tout cas, ce qui est dès à présent certain, c'est que, le carpelle n'ayant pas d'ovule, le fruit qui en résulte, parvenu à maturité, n'a pas non plus et ne saurait avoir de graine : c'est un fruit inséminé. A peine plus gros que l'ovaire dont il dérive et surmonté d'abord par le style persistant, il se compose d'un péricarpe enveloppant le double produit du développement du prothalle femelle, c'est-à-dire un embryon et un albumen. Le péricarpe est sec, indéhiscent, scléreux, coloré en jaune brun, à surface finement alvéolée. L'embryon est inclus dans l'albumen, très petit, homogène, réduit à quelques cellules toutes semblables, à contenu oléagineux. L'albumen qui l'entoure est peu volumineux, formé de cellules vivantes, à noyau bien développé et à contenu oléagineux. S'il était permis d'appliquer à un tel fruit les dénominations en usage pour les autres Endoprothallées, on dirait que c'est un achaine inséminé, c'est-à-dire un caryopse, au sens qu'il convient de donner désormais à ce mot.

On n'en a pas jusqu'à présent observé la germination.

2. Genre **Balanielle**.

Défini et limité comme il a été dit (p. 144), le genre Balanielle (*Balaniella* v. T.) comprend toutes les Balanophorées où la fleur mâle, toujours tétramère, est étirée transversalement dans le bouton, à sépales inégaux, les deux antéro-postérieurs beaucoup plus larges que les latéraux, à synandre aplati transversalement, formé d'étamines inégales portant chacune un nombre indéterminé de sacs polliniques droits, continus de la base au sommet, plus grand sur les antéro-postérieures plus larges que sur les latérales plus étroites.

1. *Nombre et qualité des espèces.* — Il a pour types deux espèces de Java, décrites par Blume comme Balanophores,

(1) Weddell, *Considérations sur l'organe reproducteur femelle des Balanophorées* (*Ann. des Sc. nat.*, 3e série, Bot., XIV, p. 166, pl. IX, 1850).

en 1827 (1), savoir: la B. raccourcie (*B. abbreviata* (Blume) v. T.), dont le capitule est bisexué, à fleurs mâles sessiles, comme dans les Balanophores de la section Eubalanophore, et la B. allongée (*B. elongata* (Blume) v. T.), où les capitules sont unisexués avec diœcie, à fleurs mâles pédicellées, comme dans les Balanophores de la section Diphore.

Il faut y joindre d'abord trois autres espèces de Java, décrites comme Balanophores par Junghühn, en 1841, savoir la B. alutacée (*B. alutacea* (Junghühn) v. T.), à capitule bisexué, la B. maxime (*B. maxima* (Jughühn) v. T.) et la B. globeuse (*B. globosa* (Junghühn) v. T.), à capitules unisexués avec diœcie (2). Pour la B. maxime, il subsiste toutefois un doute, car on n'y connaît pas encore le pied mâle. Ce doute n'existe plus pour la B. globeuse, dont le pied mâle, encore inconnu aujourd'hui à Java, a été récolté au mont Kina Balou, à Bornéo, par Low et étudié par J. Hooker, en 1859 (3).

Il faut y rapporter l'espèce à capitules unisexués avec diœcie trouvée au mont Kina Balou à Bornéo par Low, décrite et figurée comme Balanophore par M. J. Hooker en 1859 (4) : c'est la B. de Low (*B. Lowii* (Hooker fil.) v. T.).

Il faut y ajouter encore deux espèces de Java, la B. de Forbes (*B. Forbesii* (Fawcett) v. T.) et la B. rameuse (*B. ramosa* (Fawcett) v. T.) et une espèce de Sumatra, la B. à-bras-multiples (*B. multibrachiata* (Fawcett) v. T.), toutes trois à capitules unisexués avec diœcie, décrites comme Balanophores par M. Fawcett en 1886 (5), avec un doute pourtant au sujet de la seconde, dont on ne connaît pas encore le capitule mâle.

M. Beccari a récolté à Bornéo et décrit comme Balanophore, en 1869, une espèce du même genre à capitules unisexués avec

(1) Blume, *Enumeratio plant. Javæ*, I, p. 87, 1827.

(2) Junghühn, *Ueber Javan'sche Balanophoreen* (*Loc. cit.*, p. 205, 1841). — Admise comme distincte par M. Hooker (*loc. cit.*, p. 47), la B. alutacée a été identifiée plus tard avec la B. raccourcie par Eichler (*loc. cit.*, p. 148). La B. maxime a été, par ces deux auteurs, rapportée comme simple variété à la B. allongée.

(3) J. Hooker, Trans. of the Linn. Society of London, XXII, p. 427, 1859. — Eichler ignorait cette trouvaille lorsque, en 1873, il regardait encore les fleurs mâles de cette espèce comme inconnues (*Prodromus*, XVII, p. 147, 1873).

(4) *Loc. cit.*, p. 426, pl. LXXV, C, 1859.

(5) Fawcett, *On new Species of Balanophora and Thonningia* (Trans. of the Linn. Society of London, 2e série, II, p. 236, 1886).

diœcie, qui est la B. réfléchie (*B. reflexa* (Beccari) v. T.) (1).

Hildebrandt a découvert à l'île d'Anjouan, une des Comores, en 1875, une espèce de ce genre à capitule bisexué (n° 1884), que Reichenbach fils a décrite comme Balanophore en 1876 : c'est la B. de Hildebrandt (*B. Hildebrandtii* (Reichenbach) v. T.) (2). D'après M. Fawcett (*loc. cit.*, p. 233), la plante récoltée à Tahiti au cours du premier voyage de Cook, en 1769, par Banks et Solander, décrite par Solander dans son manuscrit sous le nom de *Acroblastum pallens* et identifiée en 1865 par Seemann avec la Balanophore fongeuse de Forster (3), ne serait autre que cette Balanielle de Hildebrandt. C'est à tort, semble-t-il, que ce botaniste attribue à cette espèce la même conformation d'androcée que dans le *B. polyandra* de Griffith, dont il la rapproche, en conséquence, dans la classification (*loc. cit.*, p. 238). Déjà indiqué par Reichenbach, ce rapprochement a été admis plus récemment par M. Engler.

A ces onze espèces actuellement décrites, trois à capitules bisexués et huit à capitules unisexués avec diœcie, on se propose d'en ajouter ici cinq nouvelles, appartenant une à la première, les quatre autres à la seconde catégorie.

M. Humblot a récolté à Mayotte, l'une des Comores, en 1884 (n° 181), et plus tard aussi à Madagascar (n° 1510), des échantillons à capitule bisexué, ressemblant par là à la B. de Hildebrandt, avec laquelle M. Fawcett les a identifiés (*loc. cit.*, p. 234). La comparaison de ces échantillons avec ceux de Hildebrandt (n° 1884) m'a convaincu qu'ils représentent une espèce bien distincte. Le tubercule y est lobé, avec de rares pustules. Le rameau florifère, long et grêle, mesurant 10 et jusqu'à 15 centimètres de long sur 4 à 5 millimètres d'épaisseur, porte des écailles espacées et se prolonge au-dessus de la dernière en se renflant lentement en massue. Ce prolongement, long de 5 à 8 centimètres, comprend trois parties : l'inférieure, longue d'environ un centimètre, est nue ; la supérieure, longue de $1^{cm},5$ à $3^{cm},5$, est toute couverte de fleurs femelles ; la moyenne, longue de $2^{cm},5$ à $3^{cm},5$, porte des fleurs mâles sessiles et espacées, disposées

(1) Beccari, *Nuovo Giornale botanico italiano*, I, p. 65, pl. 2, 1869.
(2) Reichenbach fils, *Journal of Botany*, XIV, p. 45, 1876.
(3) Seemann, *Flora Vitiensis*, p. 99, 1865-1873.

assez régulièrement en verticilles alternes, dont il y a jusqu'à une dizaine, et séparées dans chaque série verticale par un intervalle d'environ 5 millimètres ; leurs bractées mères, élargies en croissant et très peu saillantes, presque avortées, sont situées notablement au-dessous d'elles, à 2 millimètres environ de leur base. C'est surtout cette disposition des fleurs mâles, espacées en un assez long épi, qui est le caractère le plus frappant de cette espèce. Aussi la nommera-t-on B. distante (*B. distans* v. T.).

Pierre a récolté en Cochinchine, dans la préfecture de Chaudoc, près du mont Pell, en décembre 1867, de nombreux échantillons à divers états (n° 3371) d'une espèce de ce genre, à capitules unisexués avec diœcie, vivant en parasite sur des racines de *Sterculia*. Le tubercule y est ramifié en dichotomie répétée tout autour de l'insertion et dès la base, à branches courtes et serrées, produisant finalement chacune un rameau endogène, entouré d'une volve épaisse et profonde à bord denté ; la surface en est fortement verruqueuse et chagrinée, mais sans pustules. Le rameau mâle, long de 7 centimètres et large de 5 millimètres, porte vers sa base quelques très larges écailles imbriquées et se termine par une grappe spiciforme longue de 4 centimètres, où les fleurs, portées par de courts et gros pédicelles, sont espacées, à bractées mères larges et courtes, situées à quelque distance de leur base contre la fleur sous-jacente. Le rameau femelle se termine par un capitule long et mince, mesurant 3 à 4 centimètres sur 5 à 8 millimètres. A cause de la disposition en faisceau des branches du tubercule et des rameaux florifères qu'elles produisent, on nommera cette espèce B. fasciculée (*B. fasciculata* v. T.).

Les échantillons (n° 3167) trouvés par le même botaniste sur des racines de *Bambusa* et de *Gymnema*, en septembre 1866, aux monts Choben près de Baria en Cochinchine, paraissent bien se rapporter à la même espèce.

M. Harmand a découvert à Poulo Condor, en octobre 1876, des échantillons uniquement mâles (n° 754) d'une espèce de ce genre, à tubercule également ramifié tout autour de sa base, mais muni de nombreuses pustules étoilées, à rameau mâle mesurant 15 centimètres de long sur 3 à 4 millimètres seulement

d'épaisseur, portant d'abord quatre ou cinq larges bractées espacées reployées en nacelle, puis une grappe de fleurs remarquables par la largeur de leurs sépales antéro-postérieurs et de leur synandre. Ce sera la B. latisépale (*B. latisepala* v. T.).

M. Geoffray a récolté au Cambodge, sur les pentes rocheuses et boisées du Popokwil, à 800 mètres d'altitude, des échantillons (n° 358) d'une espèce de ce genre, à capitules unisexués avec diœcie, remarquable par la blancheur du calice des fleurs mâles et surtout par la forme sphérique du capitule femelle. Aussi la nommera-t-on B. sphérique (*B. sphærica* v. T.). Le tubercule y est jaune, verruqueux et muni de nombreuses pustules étoilées. Le rameau mâle mesure 8 à 10 centimètres de long sur 4 millimètres d'épaisseur et porte d'abord quelques écailles espacées mesurant 3 centimètres de long, puis une grappe spiciforme de 6 à 7 centimètres de long, assez semblable à celle de l'espèce précédente, à part cette blancheur du calice qui a frappé le collecteur. Sur le synandre, les sacs polliniques contigus sont simples en avant et en arrière, unis seulement d'ordinaire au sommet deux par deux en fer à cheval; sur les côtés, ils s'unissent deux par deux très peu au-dessus de la base, sans doute faute de place, et ensuite de nouveau au sommet. En sorte que, si l'on compte à la base 12 sacs sur chacune des faces antéro-postérieures et 8 sur chacune des faces latérales plus étroites, c'est-à-dire en tout 40, on n'en compte que 32 au milieu de la longueur. Le rameau femelle, beaucoup plus court, n'a que $2^{cm},5$, porte quelques écailles moitié plus petites que celles du rameau mâle et se termine brusquement en une sphère, mesurant seulement 15 à 20 millimètres de diamètre.

Enfin, sur les racines d'un arbre où croissait la B. allongée, Junghühn a observé à Java des échantillons femelles, ressemblant par la forme du rhizome à la B. globeuse et qu'il a rapportés à cette espèce (*loc. cit.*, p. 223). Ils en différaient toutefois par le tubercule, dont la surface finement ponctuée était munie de pustules étoilées, et par le capitule plus allongé. Il n'y a vu qu'une tendance de cette espèce à se transformer en B. allongée. En relatant plus tard cette observation, Eichler s'est demandé s'il ne s'agissait pas d'un hybride entre ces deux espèces (*loc. cit.*, p. 147, en note). A mon avis, c'était méconnaître une espèce

distincte, que l'on retrouvera sans doute plus tard à Java, et qu'en attendant je nommerai B. de Junghühn (*B. Junghühni* v. T.).

2. *Groupement des espèces en deux sections.* — Tel qu'on le définit ici, le genre Balanielle comprend donc aujourd'hui seize espèces, que l'on peut grouper, comme on a fait dans le genre Balanophore, en deux sections, suivant que l'inflorescence y est bisexuée à fleurs mâles sessiles ou unisexuée à fleurs mâles pédicellées, la première Eubalanielle (*Eubalaniella*) avec quatre espèces, la seconde Dibalanielle (*Dibalaniella*) avec douze espèces, de la manière suivante :

Balaniella. Inflorescence	bisexuée .... Eubalaniella	*abbreviata.*
		alutacea.
		Hildebrandtii.
		distans.
	unisexuée .... Dibalaniella	*elongata.*
		maxima (?)
		globosa.
		Lowii.
		Forbesii.
		ramosa (?)
		multibrachiata.
		reflexa.
		fasciculata.
		latisepala.
		sphærica.
		B. Junghühni (?)

De ces seize espèces, onze, savoir les trois premières de la première section et les huit premières de la seconde, ont été déjà décrites comme Balanophores, les cinq autres sont nouvelles. Deux parmi les anciennes et une parmi les nouvelles ne sont placées ici qu'avec doute, faute d'y connaître encore la fleur mâle.

3. *Distribution géographique.* — Composé de la sorte, le genre Balanielle a ses espèces localisées la plupart à Java, Sumatra et Bornéo, quelques-unes en Cochinchine, au Cambodge et à Poulo-Condor, quelques autres aux Comores et à Madagascar.

C'est du genre ainsi constitué qu'il s'agit de faire maintenant une étude, parallèle à celle qu'on a faite plus haut pour le genre Balanophore, mais beaucoup plus sommaire, pour éviter les

répétitions, en y considérant d'abord la structure du corps végétatif, puis l'organisation florale.

4. *Structure du rhizome et du rameau feuillé.* — La structure du rhizome des Balanielles et celle du rameau feuillé et florifère qui en émane sont essentiellement les mêmes que dans les Balanophores. A cet égard, il faut rappeler tout de suite que c'est précisément sur des espèces de Java, en particulier sur la B. allongée, la B. globeuse, la B. maxime et la B. alutacée, que Gœppert a exécuté les recherches anatomiques qui ont dû être résumées plus haut (p. 164) par anticipation.

J'ai étudié aussi les deux premières de ces quatre espèces. La B. allongée, remarquable par la longueur des branches cylindriques du rhizome, d'où elle tire son nom, offre, sur la section transversale d'une de ces branches, cinq stèles sans résine disposées en cercle dans une écorce résinifère à mi-longueur du rayon. Elles sont inégales : une plus grosse, trois moyennes et une plus mince. Toutes, même la première, sont dépourvues de moelle et de rayons primaires; le péricycle y lignifie, sans les épaissir, les membranes de ses grandes cellules, qui renferment une substance soluble jaune rougeâtre ; dans la masse de ses étroits vaisseaux rayés, le bois primaire renferme des files isolées de grandes cellules sécrétrices. Toutes aussi, même la dernière, ont un pachyte, bien développé surtout dans la plus grosse, dont le bois secondaire a ses larges rayons traversé çà et là par de larges tubes sécréteurs, qui deviennent plus tard des files de grandes cellules sécrétrices. La zone corticale extérieure aux stèles renferme, espacés sur un seul cercle au nombre d'une dizaine, des faisceaux cribrovasculaires inverses, à vaisseaux étroits, formés de courtes cellules spiralées, quelques-uns en voie de division latérale. Dans la région corticale intérieure aux stèles, il y a quatre faisceaux semblables, mais orientés directement, rapprochés vers le centre et en voie de division. C'est à peu près l'état grossièrement représenté par les figures 7 à 10 de la planche I dans le mémoire de Gœppert. On retrouve donc ici, comme chez les Balanophores, dans une écorce commune résinifère, le même triple système conducteur exempt de résine : stèles, faisceaux cribrovascu-

laires corticaux externes inverses et faisceaux cribrovasculaires corticaux internes directs. L'épiderme et ses nombreuses verrues étoilées ont aussi la même structure. Sans les épaissir, les assises périphériques de l'écorce lignifient leurs membranes, à partir d'un certain âge, renforçant ainsi le rôle protecteur de l'épiderme.

J'ai pu étudier, dans cette même espèce, un jeune rhizome inséré sur la racine nourricière, encore indivis, mais ayant déjà 5 millimètres de diamètre. Dans sa région inférieure, il n'a qu'une stèle unique et centrale, large de 2 millimètres, conformée comme chacune des stèles du rhizome adulte, mais avec une moelle et des rayons primaires à membranes minces et cellulosiques, et avec un pachyte plus développé ; en un mot, il est encore monostélique. Déjà à ce niveau, l'écorce renferme quelques faisceaux cribrovasculaires inverses, dont on voit certains se rapprocher du péricycle et s'y raccorder, comme il a été dit page 158 pour les Balanophores. En descendant vers l'insertion, on voit les vaisseaux de la stèle, tant primaires que secondaires, se tortiller sur eux-mêmes en tous sens, et c'est avec cette singulière forme contournée, due sans doute à la pression exercée, qu'ils passent dans le suçoir et qu'ils s'établissent en contact avec ceux de la racine nourricière. En remontant, au contraire, on voit la stèle détacher d'abord une branche conformée comme elle, mais plus étroite, en même temps qu'elle se rétrécit elle-même et devient excentrique. Puis elle en produit latéralement un autre, puis une autre encore, et il y en a quatre en cercle vers le sommet, dont une, plus grosse que les autres, est le tronc primitif, mais rétréci et ayant déjà perdu sa moelle et ses rayons primaires. C'est à peu près l'état grossièrement représenté par les figures 4, 5 et 6 de la planche I dans le mémoire de Gœppert. Faute d'avoir mené ses coupes assez bas, cet anatomiste n'a pas aperçu la stèle unique, primitive. Monostélique à la base même, le rhizome devient donc rapidement polystélique. En même temps, dans la région de l'écorce devenue ainsi centrale, apparaissent quelques faisceaux cibrovasculaires directs, qui se mettent en relation avec le bord interne des stèles, comme les faisceaux externes avec leur bord externe.

Le gros rhizome rameux, à courtes branches renflées en boule, dont la B. globeuse tire son nom, doit la dureté, la couleur jaune et la réticulation de sa surface, dépourvue, comme on sait, de pustules étoilées, à ce que les cellules papilleuses de l'épiderme ont fortement épaissi et coloré leurs membranes en les lignifiant et se sont soudées en petites plages polygonales, séparées par des sillons. Ici lés stèles sont nombreuses, disséminées dans toute la profondeur de l'écorce et fréquemment en voie de division, mais par contre très étroites, sans moelle ni rayons primaires, et aussi sans pachyte. Dans une de mes sections transversales, j'en compte une quarantaine.

A en juger par les figures 22 et 23 de la planche I de Gœppert, le rhizome de la B. maxime a aussi de nombreuses stèles disséminées et de grosseur inégale, mais elles ont, au moins les plus grosses, une moelle et des rayons primaires. Tandis que, d'après les diverses figures de la planche III, le rhizome à ramification très condensée de la B. alutacée a, dans chaque branche, ses stèles disposées en un seul cercle, au nombre de six à huit, et aplaties tangentiellement en forme de rubans arqués à concavité externe.

Je n'ai pas pu étudier ces deux espèces, mais, dans la B. fasciculée, j'ai pu suivre la structure du rhizome à ses divers âges.

Dans un très jeune tubercule aplati, ayant 1 millimètre de haut sur 2 millimètres de large, on voit, à la base même, une seule stèle centrale, presque aussitôt divisée en deux branches divergentes qui se bifurquent bientôt à leur tour, dans un plan perpendiculaire au premier, tandis qu'un sillon médian accuse déjà sur la face supérieure le début de la première bifurcation du rhizome. A ce moment, où elle renferme déjà quatre stèles, l'écorce est, ici, encore entièrement dépourvue de faisceaux cribrovasculaires. Ils n'y apparaissent que plus tard, en appliquant leur extrémité inférieure exclusivement criblée contre le péricycle des stèles, comme il a été dit. Dans un rameau du jeune tubercule ayant huit stèles en cercle, on trouve huit à dix pareils faisceaux très espacés dans la zone externe de l'écorce et seulement deux dans la région centrale.

Ici, comme chez les Balanophores, si les faisceaux cribrovasculaires se forment dans le rhizome plus ou moins tôt suivant

les espèces, déjà quand il est encore monostélique dans la B. allongée, seulement quand il est devenu polystélique dans la B. fasciculée, ils y naissent toujours dans l'écorce et demeurent indépendants du système stélique, sans ajuster leurs tubes criblés à ceux du liber, ni leurs vaisseaux à ceux du bois.

Sans qu'il soit nécessaire d'y insister, le rameau endogène a aussi la même structure que chez les Balanophores, sans stèles, mais avec des faisceaux cribrovasculaire normalement orientés, disséminés dans toute l'écorce à partir d'une certaine profondeur. Les feuilles écailleuses qu'il porte ont également la même structure que chez les Balanophores.

Le passage de la branche du rhizome au rameau feuillé qu'elle produit s'opère aussi de la même manière. Dans la B. fasciculée, par exemple, où je l'ai plus particulièrement étudié, la coupe transversale menée au-dessous de la base du rameau offre la structure qui vient d'être rappelée, avec, dans la zone périphérique de la région centrale de l'écorce, quelques faisceaux cribrovasculaires. En s'élevant, on voit tout à coup apparaître dans cette région centrale, par recloisonnement de certaines cellules et différenciation des nouveaux éléments, quelques faisceaux cribrovasculaires normalement orientés disposés en cercle. Ils ne tardent pas à se ramifier et, au niveau où s'opère la scission circulaire qui sépare l'épaisse couche externe, qui sera la volve, de la région centrale, qui sera le rameau feuillé, celui-ci possède une dizaine de faisceaux dans un cercle externe un peu irrégulier et deux vers le centre, où ils sont en voie de division. Quant à la volve, elle entraîne avec elle tous les faisceaux cribrovasculaires inverses de la zone externe, toutes les stèles et tous les faisceaux cribrovasculaires primitifs de la région interne, c'est-à-dire la totalité du triple système conducteur du rhizome. Le rameau endogène feuillé et florifère est donc à tous égards une production entièrement nouvelle du rhizome, et les systèmes conducteurs des deux membres, celui du rhizome très compliqué, celui du rameau très simple, n'ont entre eux aucun lien direct.

Ce n'est pas du tout ainsi que Gœppert comprenait les choses, comme on l'a vu (p. 166), car, s'il admettait que dans le rhizome le système des faisceaux cribrovasculaires, regardé comme

propre au parasite, est tout à fait indépendant de celui des stèles, regardé comme appartenant à la plante nourricière, ce qui n'est déjà pas tout à fait exact, il considérait ce système des faisceaux cribrovasculaires du rhizome comme se prolongeant tout entier et directement dans le rameau feuillé, ce qui est une grave erreur.

5. *Organisation florale.* — Comme celle des Balanophores, l'inflorescence des Balanielles offre deux modifications, qui permettent, ici aussi, comme on l'a vu plus haut (p. 185), de grouper les espèces en deux sections. Dans la section Eubalanielle, elle est bisexuée à fleurs mâles basilaires sessiles, et c'est ou bien tout du long un capitule, si les fleurs mâles peu nombreuses ne forment qu'un ou deux verticilles, comme dans la B. de Hildebrandt, ou bien un épi en bas, un capitule en haut, si les fleurs mâles plus nombreuses s'espacent sur les flancs du réceptacle, comme dans la B. distante. Dans la section Dibalanielle, elle est unisexuée avec diœcie, à fleurs mâles pédicellées, et tandis que l'inflorescence femelle demeure un capitule, l'inflorescence mâle est une grappe spiciforme.

La fleur mâle a toujours sa bractée mère élargie en croissant, mais très courte, presque avortée. Quand elle est sessile, elle demeure en contact avec elle; quand elle est pédicellée, à mesure que le pédicelle s'allonge, une croissance intercalaire du réceptacle élève sa base notablement au-dessus de la bractée mère restée en place. Le calice a quatre sépales valvaires et très inégaux : deux latéraux plus étroits et deux antéro-postérieurs plus larges, ce qui donne au bouton la forme d'un rectangle transversal. Le synandre a aussi quatre étamines épisépales, concrescentes tout du long par leurs faces ventrales et très inégales : deux latérales plus étroites et deux antéro-postérieures plus larges, ce qui lui donne une forme aplatie transversalement. Il est court et porte côte à côte, sur la face dorsale de chaque étamine, un nombre indéterminé de sacs polliniques, continus de la base au sommet et s'ouvrant chacun par une fente longitudinale. Les étamines antéro-postérieures plus larges ont naturellement un plus grand nombre de sacs que les latérales plus étroites; les premières en ont douze, par

exemple, chez la B. sphérique, et les secondes seulement huit. Les grains de pollen sont faiblement triangulaires à trois pores.

Les fleurs femelles et les appendices dont elles sont mélangées offrent la même disposition et la même structure que chez les Balanophores. C'est ce qui résulte de la belle étude, déjà citée plus haut (p. 177), que M. Treub en a faite à Java sur la B. allongée en 1898 (1), et de celle qu'à sa suite M. Lotsy y a exécutée sur la B. globeuse en 1899 (2).

6. *Développement de la fleur femelle en fruit.* — L'étude du développement de la fleur femelle en fruit a été faite dans ce genre pour la première fois en 1898 par M. Treub chez la B. allongée, puis reprise l'année suivante par M. Lotsy chez la B. globeuse. Le résultat, pareil dans les deux espèces, en a été tout à fait surprenant.

L'oosphère et les deux synergides, situées, comme on sait, dans la grande branche du prothalle femelle courbé en U, qui est la moitié inférieure de ce prothalle relevée vers le haut, se réduisent progressivement et finalement disparaissent. Il n'y a donc pas et il ne saurait y avoir formation d'œuf. La chose s'explique naturellement chez la B. globeuse, dont on ne connaît pas les pieds mâles à Java, et dont M. Lotsy déclare avoir examiné plusieurs centaines de rhizomes sans en trouver un seul (3). Elle est plus difficile à comprendre chez la B. allongée, qui forme dans la même région et en nombre à peu près égal des pieds mâles et des pieds femelles. Quoi qu'il en soit, ces deux espèces sont donc l'une et l'autre apogames.

Tout de même, l'une et l'autre n'en développent pas moins leurs fleurs femelles en autant de fruits, mais voici comment, d'après les observations de tout point concordantes des deux auteurs.

(1) Treub, *L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata* (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, XV, p. 1, pl.I-VIII, 1898).

(2) Lotsy, *Balanophora globosa* (*Ibid.*, XVI, p. 174, pl. XXVI-XXIX, 1899).

(3) C'est sur l'autorité de M. J. Hooker, dans le travail de 1859 cité plus haut (p. 181, en note), que, dans ma Note préliminaire de 1896 (**32**, p. 297), j'ai nommé cette espèce parmi celles dont la fleur mâle est bien connue, à côté de la B. allongée. En relevant ma citation comme douteuse (*loc. cit.*, p. 176, en note), M. Lotsy a prouvé simplement que, en 1899, comme Eichler en 1873, il ignorait la remarque faite par M. J. Hooker en 1859.

C'est le noyau inférieur de la grande branche, frère du noyau de l'oosphère, qui est l'origine de tout le développement ultérieur. Il se divise d'abord longitudinalement et une cloison transversale, perpendiculaire au milieu de la ligne des centres, divise aussitôt la mésocyste en deux cellules très inégales, l'une plus petite en haut, l'autre beaucoup plus grande en bas, comprenant tout le reste du prothalle femelle avec les quatre ou les deux noyaux antipodiaux. C'est la petite cellule supérieure seule qui se développe, la grande inférieure se rétrécit peu à peu devant elle et finalement disparaît. Par une division progressive de son noyau, suivie d'un cloisonnement répété, elle produit, en définitive, un massif homogène de grandes cellules, remplissant toute la paroi : c'est l'albumen, qui est oléagineux. Puis une des cellules centrales de ce massif se différencie, se recloisonne à plusieurs reprises et forme un corpuscule composé de quelques cellules plus petites que celles de l'albumen et toutes semblables entre elles : c'est l'embryon, oléagineux comme l'albumen.

A défaut d'un trophime, formé, comme d'ordinaire chez les Stigmatées, après fusion préalable des deux noyaux de la mésocyste, par l'union de cette mésocyste avec l'un des deux anthérozoïdes apportés par le tube pollinique, et se développant ensuite en un véritable albumen, il se fait donc ici, aux dépens de cette même mésocyste, mais sans fusion préalable de ses deux noyaux et sans intervention d'un anthérozoïde, un faux albumen, que l'on doit regarder comme parthénogénétique.

De même, à défaut d'un œuf, formé, comme d'ordinaire chez les Stigmatées, par l'union de l'oosphère avec l'autre des deux anthérozoïdes apportés par le tube pollinique, et se développant ensuite en un véritable embryon, il se fait ici un faux embryon qui ne peut pas être dit lui-même et directement parthénogénétique, comme s'il provenait de l'oosphère, mais qui est tout de même indirectement parthénogénétique, puisqu'il procède d'un albumen qui, lui, mérite ce nom.

C'est jusqu'ici le seul exemple connu d'un tel albumen et d'un tel embryon, et c'est ce qui donne à la belle découverte de M. Treub un très grand intérêt. Mais on comprend qu'on n'a pas le droit de généraliser un résultat aussi exceptionnel et de

l'étendre, en dehors de toute preuve tirée de l'observation directe, ni aux autres espèces du genre Balanielle, ni à plus forte raison aux Balanophores et autres genres de la famille des Balanophoracées, en prétendant combler ainsi d'un seul coup la grande lacune laissée dans nos connaissances, sur ce point important, par le rejet pur et simple des résultats constatés chez eux par Hofmeister, comme il a été dit déjà à la page 179. Il est donc à désirer que de nouvelles recherches viennent bientôt nous apprendre comment les choses se passent dans d'autres espèces de Balanielle, surtout dans celles qui ont le capitule bisexué et qui croissent ailleurs qu'à Java, comme la B. de Hildebrandt et la B. distante.

Quoi qu'il en soit, le fruit mûr des Balanielles, pour autant qu'il est connu, se montre formé, comme celui des Balanophores, par une paroi scléreuse, à membranes externes minces et affaissées, surmontée d'abord du style persistant, renfermant un albumen oléagineux et un petit embryon homogène, pauci-cellulaire, également oléagineux, où le nombre des cellules varie de cinq à dix. On n'en a pas encore observé la germination.

3. Genre **Polypléthie**.

Défini et limité comme il a été dit (p. 145), le genre Polypléthie (*Polyplethia* v. T.) (Griffith comme section) comprend toutes les Balanophorées où la fleur mâle, aplatie transversalement comme chez les Balanielles et pour les mêmes causes, c'est-à-dire avec sépales et étamines inégales, plus larges en avant et en arrière, plus étroites sur les côtés, possède aussi sur chaque face de son synandre un nombre indéterminé de sacs polliniques, mais où ces sacs sont courts, superposés en deux séries alternes, ce qui les rend hexagonaux, et s'ouvrent chacun par un pore au centre de l'hexagone. Il est à croire que cette conformation de l'androcée dérive de celle des Balanielles par un recloisonnement transversal des sacs polliniques, et que, par conséquent, ce genre est plus voisin du précédent que des Balanophores.

1. *Nombre et qualité des espèces.* — Il a pour type la plante unisexuée avec diœcie que Griffith a récoltée dans l'Inde au

Mont Khasiya, puis décrite et figurée en 1846 comme Balanophore, sous le nom significatif de B. polyandre (*B. polyandra*) (*loc. cit.*, p. 94, pl. VII), et que M. J. Hooker a retrouvée dix ans plus tard dans l'Himalaya, province de Sikkim (*loc. cit.*, p. 47). Frappé de la grande différence qui existe dans la conformation de l'androcée entre cette espèce et les autres espèces de l'Inde, seules connues de lui, Griffith, sans y insister d'ailleurs autrement, l'a regardée comme le type d'une section distincte, qu'il a nommée *Polyplethia*. C'est cette section que j'ai érigée en genre sous le même nom dans ma Note préliminaire de 1896 (**32**, p. 298). L'espèce est devenue ainsi la P. polyandre (*P. polyandra* (Griffith) v. T.).

C'était jusqu'à présent le seul représentant du genre, car, ainsi qu'il a été dit plus haut (p. 182), l'espèce de Hildebrandt, que Reichenbach fils et à sa suite M. Fawcett et M. Engler en ont rapprochée, est en réalité une Balanielle. Mais je puis ici en faire connaître un second.

M. Farges a récolté en Chine, au Su-tchuen oriental, district de Tchen-kéou-tin, en septembre 1896, croissant sur les racines d'un Célastre (*Celastrus*), des échantillons (n° 13, 413 et 713) mâles et femelles d'une espèce de ce genre bien distincte de la précédente. Le rhizome, dont la surface jaune et verruqueuse est munie de pustules étoilées, se ramifie en dichotomie répétée tout autour du point d'insertion, et devient ainsi coralloïde, avec branches cylindriques d'environ 5 millimètres d'épaisseur.

Le rameau mâle, très long et très grêle, mesure 20 à 25 centimètres de longueur sur seulement 3 à 4 millimètres d'épaisseur. Sa région feuillée, longue de 10 à 15 centimètres, porte 6 à 8 écailles espacées de 2 en 2 centimètres, mesurant 2^{cm},5 à 3 centimètres de long. Sa région florifère mesure 8 à 10 centimètres de long sur 5 millimètres de large. Les fleurs sont sessiles, disposées en verticilles alternes espacés, arrondies ou faiblement aplaties transversalement dans le bouton, avec bractées mères en croissant, très courtes et presque avortées, situées notablement au-dessous d'elle, contre le verticille sous-jacent, sur le réceptacle sillonné en long. L'inflorescence mâle est donc ici un épi, non une grappe comme dans les deux genres précédents.

Le calice a ordinairement six sépales inégaux, un en avant et un en arrière plus larges, deux de chaque côté plus étroits. Il y en a quelquefois sept par dédoublement du postérieur, rarement cinq; on en compte aussi parfois huit, dix et jusqu'à douze; dans ce dernier cas, la fleur est fortement aplatie transversalement avec quatre sépales en haut, quatre en bas et deux de chaque côté. Le synandre, court et gros, plus ou moins aplati transversalement, porte un très grand nombre de sacs polliniques hexagonaux, à la fois collatéraux et superposés, s'ouvrant chacun par une petite fente au centre de l'hexagone.

Le rameau femelle mesure aussi 20 à 25 centimètres de long sur 5 millimètres de large. Sa région feuillée, longue de 15 à 18 centimètres, porte, longuement espacées sur ses flancs, 7 ou 8 écailles mesurant 2 à 3 centimètres de long. Son capitule, ovoïde ou cylindro-conique, mesure 6 à 7 centimètres de long sur $1^{cm},5$ à 2 centimètres de large.

D'après l'ordinaire hexamérie du calice, caractère qui n'a pas encore été rencontré jusqu'ici dans ces plantes, je nommerai cette remarquable espèce P. hexamère (*P. hexamera* v. T.). Par là, comme par son rhizome coralloïde et pustulé, et par ses rameaux feuillés et florifères plus longs et plus minces, elle se distingue nettement de la P. polyandre.

Réduit pour le moment à ces deux espèces, toutes deux unisexuées avec diœcie, ce genre ne peut pas, comme les deux précédents, être subdivisé en deux sections. Dans son état actuel, il correspond tout entier à la deuxième section des Balanophores et des Balanielles.

2. *Distribution géographique.* — Tel qu'il est ainsi constitué, le genre Polypléthie est localisé dans l'Himalaya et dans la Chine occidentale.

Étudions maintenant, dans l'une et l'autre espèce, la structure du corps végétatif et l'organisation florale.

3. *Structure du rhizome et du rameau feuillé.* — Au sujet de la P. polyandre, M. J. Hooker se borne à dire (*loc. cit.*, p. 47) qu'il en a étudié la structure à tous les états de développement, sans y trouver de différence de quelque importance avec les

autres Balanophores. Il y avait donc quelque intérêt à reprendre, au moins d'une manière sommaire et comparative, l'examen anatomique du court rhizome et du rameau feuillé dans cette espèce, ce que j'ai fait sur un échantillon sec provenant des récoltes de M. J. Hooker à Sikkim.

Sous un épiderme bosselé, sans pustules et dont les grosses papilles lignifient leurs membranes sans les épaissir, s'étend, sans discontinuité jusqu'au centre, une écorce homogène à balanophorine. Elle renferme, disséminées dans sa zone moyenne, un grand nombre de stèles très étroites en voie de fréquente division en tous sens et, par conséquent, rapprochées en petits groupes. Dans un rhizome mesurant 9 millimètres de diamètre, on en compte plus d'une trentaine. Elles n'ont ni moelle, ni rayons, ni à cet âge trace de pachyte. Le péricycle, dépourvu de balanophorine, y a ses membranes minces, ponctuées et lignifiées; le bois renferme dans la masse de ses étroits vaisseaux rayés, des files isolées de larges cellules sécrétrices. En dehors des stèles, la zone corticale externe a quelques petits faisceaux cribrovasculaires inverses et, en dedans d'elles, la région centrale de l'écorce en a aussi quelques-uns orientés normalement.

Dans la P. hexamère, j'ai pu étudier la structure des diverses parties de son rhizome coralloïde et comparer celle des branches stériles à celle des branches fertiles. Considérons d'abord vers son milieu une branche de la première sorte, épaisse de 7 à 8 millimètres, deux fois bifurquée au-dessus de la section, et dont les rameaux de second ordre demeurent arrondis et fermés au sommet, sans y produire de bourgeon endogène.

L'épiderme est formé de grosses cellules en courtes papilles pointues, qui lignifient fortement leur membrane, sans l'épaissir notablement, si ce n'est au sommet, sous et dans la pointe. Au-dessous s'étend sans discontinuité jusqu'au centre une écorce homogène à balanophorine. Elle renferme d'abord, disposés en cercle à mi-longueur du rayon, cinq grosses stèles inégales, la plus petite mesurant 1 millimètre, la plus grande, élargie tangentiellement et en voie de bifurcation, 2 millimètres. Dépourvues, malgré leur grosseur, de moelle et de rayons primaires, elles ont un épais péricycle. formé de grandes cel-

lules sans balanophorine, à parois minces, ponctuées et lignifiées ; au centre est un bois primaire, formé de vaisseaux rayés étroits et de larges files de cellules sécrétrices. Elles doivent leur grand diamètre à ce qu'il s'y développe de bonne heure un pachyte relativement volumineux, dont les compartiments cribrovasculaires sont séparés par de très larges rayons parenchymateux. Dilatés en dehors dans la région libérienne, où ils renferment de nombreuses mâcles sphériques d'oxalate de calcium, ces rayons sont traversés çà et là de part en part par de larges cellules tubuleuses rayonnantes, qui rejoignent le péricycle au bois primaire, comme il a été dit déjà pour les Balanophores à la page 156. Ainsi constitué, le rhizome de cette espèce offre donc un très bel exemple pour l'étude de la polystélie en général.

La zone corticale extérieure aux stèles contient, largement espacés en cercle, dix à douze faisceaux cribrovasculaires inverses, les uns alternes, les autres superposés aux stèles, çà et là en voie de division latérale, çà et là aussi se rattachant à la périphérie du péricycle, au bord externe des stèles, par leur partie interne criblée, après avoir perdu leur partie externe vasculaire, comme il a été dit (p. 158). La région centrale intérieure aux stèles renferme cinq faisceaux cribrovasculaires semblables, dont trois très rapprochés parce qu'ils proviennent de la division d'un seul ; deux de ces branches côte à côte tournent leur moitié vasculaire en dehors ; la troisième et les deux autres faisceaux la tournent en dedans. Çà et là, on voit les faisceaux internes se réunir aux externes, dans les intervalles des stèles, par des branches d'anastomose.

Cette même structure se conserve dans les branches successives, issues de celle qu'on vient de considérer, et se retrouve encore dans les rameaux stériles du dernier ordre, larges de 5 millimètres, qui ont aussi cinq stèles, mais moins grosses, ne dépassant pas un millimètre, avec des faisceaux externes, qui diminuent de nombre et de grandeur, et des faisceaux internes, qui se réduisent à trois ou à deux.

Examinons maintenant, dans ce même rhizome, un autre rameau du dernier ordre, mais fertile, c'est-à-dire ayant formé sous son sommet un bourgeon endogène et s'étant

ouvert ensuite pour laisser sortir le rameau feuillé et florifère.

Considéré à une distance de 15 millimètres de la base du rameau feuillé, où il a 7 millimètres d'épaisseur, il offre encore les cinq stèles primitives, mais trois d'entre elles sont en voie de dédoublement latéral, de sorte qu'un peu plus haut, il y en a huit. Les faisceaux cribrovasculaires externes inverses sont encore au nombre de huit à dix, plusieurs en cours de ramification et d'anastomose latérales. Mais les faisceaux cribrovasculaires internes sont plus gros, rapprochés en un cercle étroit autour du centre, au nombre de quatre ou cinq, en voie de division latérale et tous orientés directement. A mesure qu'on s'élève, tandis que le nombre des stèles demeure constant et fixé à huit, le cercle des faisceaux centraux s'élargit et leur nombre augmente. A un niveau où le rameau a 8 millimètres d'épaisseur, par exemple, il y a dix faisceaux dans le cercle interne, dont plusieurs en voie de division latérale et dont deux côte à côte sont orientés inversement; en outre, au centre du cercle, se trouve un faisceau isolé, également inverse. A mesure qu'on s'approche de la base du rameau feuillé, ces faisceaux internes se ramifient dans diverses directions et se disséminent en s'amincissant. Enfin, au niveau où s'opère la séparation, la fente annulaire qui détache la région externe, devenue la volve, d'avec la région centrale, devenue le rameau feuillé, s'établit entre les faisceaux les plus externes de la région centrale et la masse des autres. De façon que la volve entraîne avec elle, non seulement toutes les stèles et tous les faisceaux cribrovasculaires inverses externes, mais encore le cercle externe des faisceaux cribrovasculaires directs internes, c'est-à-dire, en somme, tout le triple système conducteur propre du rhizome. Tandis que le rameau feuillé et florifère ne reçoit que les faisceaux cribrovasculaires directs, préparés de longue main pour lui dans la région centrale de la branche fertile du rhizome.

De cette double étude, il résulte que le rhizome des Polyplé-thies possède essentiellement la même structure que celui des Balanophores et des Balanielles, et donne aussi pareillement naissance au rameau feuillé et florifère.

Quant à ce dernier, son examen dans l'une et l'autre espèce m'a offert, tant pour lui-même que pour les écailles qu'il porte,

les mêmes caractères que dans les deux genres précédents. Il est donc inutile d'y revenir.

4. *Organisation florale.* — Dans le genre Polypléthie, tel qu'il est actuellement connu, l'inflorescence n'offre que l'un des deux états qu'elle affecte dans les deux genres précédents; elle est toujours, en effet, unisexuée avec diœcie.

Les fleurs mâles étant très brièvement pédicellées dans la P. polyandre et sessiles dans la P. hexamère, le groupe qu'elles forment est un épi, non une grappe comme dans les Balanophores et les Balanielles. Les bractées mères y sont en croissant, très courtes et distantes comme dans le second genre. Bien représenté par Griffith dans la P. polyandre (*loc. cit.*, p. 94, pl. VII, fig. 4 à 8), le synandre ne diffère de celui des Balanielles que par le recloisonnement transversal des nombreux sacs polliniques, d'où résulte leur forme hexagonale et leur disposition superposée.

L'inflorescence femelle est un capitule, conformé comme dans les deux genres précédents. La fleur femelle aussi, comme je m'en suis assuré, a la même structure. On peut remarquer seulement que, dans la P. polyandre, la grande cellule mère du prothalle femelle n'y occupe que la moitié supérieure du renflement ovarien, qui est ovoïde allongé et non sphérique.

Ce résultat est, ici aussi, en complet désaccord avec l'opinion de Griffith qui, en 1846, a doté l'ovaire de la P. polyandre d'une loge renfermant un ovule pendant (1) et de Hofmeister qui, en 1859, a vu aussi dans cette espèce un ovule nu et anatrope, qu'il a décrit et figuré à divers états (2). Pourtant, bien que mal interprétée par l'auteur, la figure 6 de la planche X du premier Mémoire, reproduite dans la figure 1 de la planche XV du second, me paraît exacte, à peu de chose près. C'est, à mon avis, une section longitudinale du carpelle avant la formation de l'œuf, perpendiculaire à son plan de symétrie. Ce que l'auteur nomme la cellule supérieure de l'ovule est l'extrémité de la grande branche du prothalle femelle, courbé en U dans le

(1) *Loc. cit.*, p. 98, 1846.
(2) *Neuere Beobachtungen, loc. cit.*, p. 170, pl. X, fig. 6 à 9, 1858, et *Neue Beiträge, loc. cit.*, p. 588, pl. XIV, fig. 9 à 11 et pl. XV, fig. 1 à 5, 1859.

plan de symétrie ; on y voit l'oosphère, l'une des deux synergides et en bas le quatrième noyau. Ce qu'il appelle la cellule inférieure est la petite branche plus large, avec son quatrième noyau, ayant perdu son extrémité par la section. Ce qui est pour lui la cloison transverse séparatrice des deux cellules est la ligne de contact des deux branches. Seules, les deux petites cellules triangulaires latérales sont de trop. De même que pour l'assise de cellules qui entoure complètement les deux grandes dans la figure 11 de la planche XIV du second Mémoire, je ne puis m'expliquer leur présence à cet état. C'est sans doute parce que l'auteur a aperçu la courbure du prothalle, qu'il a regardé son prétendu ovule comme anatrope.

5. *Développement de la fleur femelle en fruit.* — Griffith a vu et figuré, dès 1846, dans la P. polyandre, des grains de pollen adhérantau style vers son extrémité et semblant y enfoncer un tube pollinique (1). Hofmeister, en 1859, y a suivi ce tube dans toute la longueur du style et vu son extrémité renflée s'établir en contact avec le sommet du sac embryonnaire, où se trouve l'oosphère (2). Après quoi, celle-ci, enveloppée d'une membrane résistante, est devenue un œuf, tandis que le reste du sac embryonnaire s'est divisé par une cloison longitudinale en deux cellules, les premières du futur albumen. Ici, comme dans les Balanophores, c'est tout ce qu'on sait sur la formation de l'œuf et sur la première origine de l'albumen, et le sujet appelle de nouvelles recherches.

La formation de l'albumen définitif aux dépens de ses deux premières cellules a été suivie par Hofmeister dans la P. polyandre et décrite dans les mêmes termes que dans la Balanophore fongeuse. Le corps ovale homogène, formé de quatre à huit cellules pareilles, que Griffith a vu et figuré attaché au sommet de la cavité ovarienne de la P. polyandre et qu'il a décrit d'abord comme étant un ovule pendant « dont la constitution est essentiellement semblable à celle de l'embryon mûr » (p. 98), puis comme étant cet embryon lui-même (p. 107), non

(1) *Loc. cit.*, pl. VII, fig. 12, 13 et 16, 1846.
(2) *Neue Beiträge*, *loc. cit.*, p. 589, pl. XIV, fig. 10 et pl. XV, fig. 3, 4 et 5, 1859.

accompagné d'un albumen, ce corps paraît être précisément l'albumen en cours de développement. Quant à l'œuf, qui reste longtemps stationnaire et indivis, comme chez les Balanophores, on ne l'a pas vu jusqu'à présent, dans ce genre, s'accroître et se cloisonner pour former l'embryon.

On n'y connaît pas non plus, ni le fruit mûr, ni son mode de germination. Il y a donc, ici encore, plusieurs lacunes à combler.

4. Genre **Balanie**.

Défini et limité comme il a été dit p. 143, le genre Balanie (*Balania* v. T.) comprend toutes les Balanophorées où la fleur mâle trimère a son androcée formé de trois étamines épisépales courtes, concrescentes à la base seulement en un synandre trilobé et portant chacune une paire de sacs polliniques transversaux, s'ouvrant par deux fentes également transversales rapprochées au fond du sillon.

1. *Nombre et qualité des espèces.* — Il a pour type la plante à capitules unisexués avec diœcie et à rhizome sans pustules découverte en Chine, dans les forêts de l'île de Hong-Kong, par Harland, que M. J. Hooker a décrite et figurée en 1850 sous le nom de *Balanophora Harlandi* (1). Ce sera désormais, c'est déjà depuis 1896, la Balanie de Harland (*Balania Harlandi* (Hooker fil.) v. T.).

Il faut y rapporter la plante également dioïque, mais à rhizome pourvu de pustules, récoltée au Japon, au mont Amagi dans la province de Idsu par M. Ohkubo, dans la province de Tosa dans l'île de Sikoku par M. Makino, et aux îles Riukiu par M. Wright, que M. Tokutaro Ito a décrite et figurée en 1888, en l'identifiant à tort avec la Balanophore dioïque (2). C'est, en réalité, une Balanie nouvelle, que je nommerai B. du Japon (*B. japonica* v. T.).

C'est aussi une espèce de ce genre, à capitules unisexués avec diœcie, que M. Henry à récoltée en Chine, en 1889, dans la

(1) J. Hooker, *Trans. of the Linn. Society of London*, XXII, p. 426, pl. LXXV, B, 1859.

(2) Tokutaro Ito *Journal of the Linn. Society*, XXIV, p. 193, pl. V, fig. 5 à 8, 1888.

province de Hupeh, près de Ichang, et que M. Hemsley a sommairement décrite, en 1894, sous le nom de *Balanophora Henryi* (1). Ce sera donc la Balanie de Henry (*Balania Henryi* (Hemsley) v. T.).

A ces trois espèces déjà décrites, on peut en ajouter ici une nouvelle, à capitules également unisexués avec diœcie. M. Farges en a récolté les échantillons (n° 1389) en Chine, au Sutchuen oriental, dans le district de Tchen-kéou-tin, à Moung-moung-ky, à une altitude de 1 200 mètres, le 8 septembre 1893.

Le rhizome y est profondément lobé autour du point d'insertion, à lobes de consistance cireuse, sillonnés et comme cérébriformes, mesurant 10 millimètres de diamètre, sans pustules, dont plusieurs côte à côte produisent des rameaux feuillés et florifères, qui sont en conséquence fasciculés. Le rameau mâle, long de 8 à 10 centimètres, épais de 6 à 8 millimètres, et brun, porte six à huit écailles jaune clair, distantes, appliquées contre lui, et, comme lui, d'aspect cireux. Sa partie supérieure nue se termine par une petite inflorescence globuleuse ou ovoïde, mesurant 15 à 20 millimètres de long sur 10 à 15 millimètres de large, où les fleurs, avec leurs bractées mères en croissant, sont et demeurent en contact; sessiles dans le jeune âge, où l'inflorescence est un capitule, elles sont portées plus tard par un pédicelle de 5 à 6 millimètres de long et l'inflorescence devient une grappe ombelliforme. Même dimension, même conformation et même consistance dans le rameau femelle, qui se termine par un petit capitule ovoïde, atténué en cône au sommet, mesurant 20 millimètres de long sur 10 millimètres de large. A cause de sa consistance, qui la fait immédiatement reconnaître, on nommera cette espèce Balanie cireuse (*Balania ceracea* v. T.).

Ainsi composé pour le moment de ces quatre espèces, toutes unisexuées avec diœcie, ce genre est homogène et, comme les Polypléthies, il correspond seulement à la seconde des deux sections que l'on a dû distinguer dans les genres Balanophore et Balanielle.

2. *Distribution géographique.* — Constitué de la sorte, le

(1) Hemsley, *Ibid.*, XXVI, p. 410, 1894.

genre Balanie se trouve actuellement localisé à la Chine et au Japon.

3. *Structure du rhizome et du rameau feuillé.* — Étudiée dans la B. céracée, la structure du rhizome se montre essentiellement la même que dansles trois genres précédents. Considéré au-dessous de la base du rameau endogène qui le termine, il renferme, en effet, vers sa périphérie, disposées en un seul cercle au nombre de douze à quinze dans une écorce à balanophorine, des stèles assez grosses, la plupart en voie de division. En dehors d'elles, dans la zone corticale externe, on ne trouve pourtant aucun de ces petits faisceaux cribrovasculaires inverses, qui ne manquent pas dans les genres précédents. Mais en dedans d'elles, dans la région centrale de l'écorce, il y a des faisceaux cribrovasculaires directs, disposés en un cercle irrégulier. Plus haut, les branches internes issues de ces derniers entrent seules dans le rameau feuillé, les stèles demeurant toutes dans la volve qui en entoure la base.

L'absence de faisceaux cribrovasculaires inverses dans la zone périphérique de l'écorce du tubercule a-t-elle ici une valeur générique ou seulement spécifique? Pour le décider, il faudrait étudier la structure du tubercule dans les trois autres espèces, ce qui ne m'a pas été possible jusqu'à présent, faute de matériaux.

Le rameau feuillé et les écailles qu'il porte ont aussi la même structure et il est inutile d'y revenir.

4. *Organisation florale.* — L'inflorescence mâle, où toutes les fleurs avec leurs bractées mères en croissant se touchent et se pressent à tout âge, les bractées en s'unissant formant une maille autour de chaque bouton, ressemble à celle des Balanophores beaucoup plus qu'à celle des deux autres genres. Tout d'abord les fleurs y sont sessiles et c'est un capitule. Plus tard, les pédicelles s'allongent, entourés d'un alvéole, et cela devient une grappe ombelliforme.

La fleur mâle a trois sépales égaux, dont un postérieur, et trois étamines épisépales à filets très courts concrescents en un synandre trilobé, portant chacun une paire de sacs polliniques

droits et transversaux, qui s'ouvrent par deux fentes également transversales au fond du sillon. Les grains de pollen sont lisses et sphériques.

L'inflorescence femelle est un capitule, conformé comme dans les trois genres précédents. Les fleurs femelles, pour lesquelles on n'avait jusqu'à présent aucune observation dans ce genre, y possèdent aussi, au moment de l'épanouissement, la même structure, comme j'ai pu m'en assurer par l'étude de la B. céracée. Elles y sont insérées directement sur le réceptacle, entre les appendices stériles tronqués au sommet. Leur développement en fruits paraît s'opérer aussi comme dans les trois genres précédents.

2. Tribu des BIVOLVÉES

Caractérisée par ce fait que le rameau florifère endogène y est bivolve et sans feuilles, la tribu des Bivolvées se réduit pour le moment au seul genre Bivolve.

5. Genre **Bivolve**.

Défini et limité comme il a été dit (p. 142), le genre Bivolve (*Bivolva* v. T.) comprend toutes les Bivolvées où la fleur mâle est trimère, avec trois sépales égaux et trois étamines épisépales, concrescentes en un très court synandre trilobé, munies chacune d'une paire de sacs polliniques transversaux, s'ouvrant par deux fentes également transversales rapprochées au fond du sillon, en un mot, toutes les Bivolvées actuellement connues. Par cette conformation de la fleur mâle, ce genre correspond au genre Balanie, que l'on vient d'étudier dans la tribu des Balanophorées.

1. *Nombre et qualité des espèces.* — Il a pour type l'espèce alpine que M. J. Hooker a découverte dans les forêts humides de l'Himalaya tempérée, à Sikkim, entre 2 600 et 3 300 mètres de hauteur, et qu'il a décrite et figurée en 1856, sous le nom de *Balanophora involucrata* (1). Il y a distingué quatre formes, à

(1) *Loc. cit.*, p. 44, pl. IV à VII, 1856.

son propre avis très dissemblables, qu'il a considérées pourtant comme de simples variétés d'une seule et même espèce. On prend ici pour type de l'espèce ainsi nommée la variété α *rubra*, caractérisée par des rameaux florifères rouges et par des capitules d'une seule sorte, bisexués, à fleurs mâles disposées en un court anneau à la base du capitule, au-dessous de la masse des fleurs femelles, et représentée par les pl. IV, V et VI. Ce sera désormais la Bivolve involucrée (*Bivolva involucrata* (Hooker fil.) v. T.).

Les trois autres formes, où les rameaux florifères, autrement conformés et colorés, portent des capitules unisexués avec diœcie, sont certainement, à mon avis, autant d'espèces distinctes non seulement de la première, ce qui est évident, mais entre elles. Pour plus de simplicité, on conservera à chacune d'elles le nom de variété qui lui a été donné par M. J. Hooker. Ainsi, la variété β *flava*, avec ses rameaux florifères jaunes, sera le Bivolve jaune (*Bivolva flava* v. T.). La variété γ *gracilis*, avec ses rameaux florifères longs et grêles et ses petits capitules (pl. VII, A), deviendra la Bivolve grêle (*Bivolva gracilis* v. T.). La variété δ *Cathcartii* (pl. VII, B), avec son rhizome sans pustules et ses gros rameaux florifères blancs ou rosés, sera la Bivolve de Cathcart (*Bivolva Cathcartii* v. T.).

La variété α *rubra* de M. J. Hooker, c'est-à-dire notre Bivolve involucrée, avec ses rameaux rouges, paraît aussi commune en Chine, dans les hautes montagnes. M. Henry l'y a récoltée en 1889 dans la province de Hupeh (n° 6851) et dans celle de Su-tchuen (n° 8888). Ses échantillons ont été déjà rapportés à cette espèce, en 1894, par M. Hemsley (1). Delavay l'a trouvée à plusieurs reprises au Yun-nan ; d'abord au mont Yang-in-chan, à 3000 mètres d'altitude, le 13 août 1883 (n° 496); puis dans le bois de Kon-toui, parasite sur un Rosage (*Rhododendron*), le 4 septembre (n° 3959) et le 10 août 1889 (n° 4119). M. Farges l'a retrouvée au Su-tchuen oriental, dans le district de Tchen-kéou-tin, croissant sur les Ronces (*Rubus*), les Érables (*Acer*) et les Cerisiers (*Cerasus*), en 1896 (n° 507).

Pourtant, il faut apporter beaucoup d'attention dans l'examen comparatif des exemplaires, car il est probable qu'il existe

(1) *Loc. cit.*, p. 410, 1894.

plusieurs espèces de Bivolves à capitule bisexué, comme on a vu plus haut qu'il y a plusieurs Balanophores et plusieurs Balanielles douées de ce même caractère. Ainsi, les exemplaires de Farges (n° 507) ont le tubercule, muni de nombreuses pustules comme dans le type, ramifié dès la base, et comme chaque branche se termine par un rameau florifère, ceux-ci sont groupés côte à côte en plus ou moins grand nombre, fasciculés, mais, par contre, beaucoup plus courts que dans le type, ne mesurant que 5 à 6 centimètres de long. J'incline à croire que c'est là une espèce distincte, que je nommerai Bivolve de Farges *Bivolva Fargesi* v. T.).

Les trois autres espèces, qui sont dioïques, ne paraissent pas avoir été trouvées jusqu'à présent ailleurs qu'à l'Himalaya.

2. *Groupement des espèces en deux sections.* — Le genre Bivolve est composé, pour le moment, de ces cinq espèces, que l'on peut, comme on l'a fait pour les Balanophores (p. 152), et pour les Balanielles (p. 185), grouper en deux sections : la section Eubivolve (*Eubivolva*), où le capitule est bisexué, renfermant deux espèces, et la section Dibivolve (*Dibivolva*), où les capitules sont unisexués avec diœcie, comprenant trois espèces, ainsi :

BIVOLVA. Inflorescence...	bisexuée. EUBIVOLVA..........	*B. involucrata.*
		B. Fargesi.
	unisexuée dioïque. DIBIVOLVA...	*B. flava.*
		B. gracilis.
		B. Cathcartii.

3. *Distribution géographique.* — Composé de la sorte, le genre Bivolve est localisé à l'Himalaya et à la Chine occidentale et centrale.

C'est du genre ainsi constitué qu'il faut étudier maintenant, d'abord la structure du corps végétatif, puis l'organisation de la fleur et du fruit.

4. *Structure du rhizome et du rameau florifère.* — Profondément lobé tout autour de son insertion sur la racine nourricière, qui est ici renflée et noueuse au point d'attache, à lobes ovoïdes, mesurant un à deux centimètres, marqués de nombreuses pus-

tules étoilées, le rhizome de la B. involucrée possède essentiellement la même structure que celui des divers genres de la tribu des Balanophorées. Sous un épiderme papilleux et lignifié et dans une écorce à balanophorine continue jusqu'au centre, on y observe, en effet, un cercle de stèles plus ou moins nombreuses en voie de division, avec en dehors quelques faisceaux cribrovasculaires inverses et en dedans quelques faisceaux pareils à orientation directe.

En descendant vers le point d'insertion, on voit les stèles se réunir progressivement et finalement n'en former plus qu'une seule axile, qui se prolonge dans le suçoir. En remontant vers la base du rameau florifère, les faisceaux internes deviennent plus nombreux. Au niveau de séparation, tandis que les stèles, avec les faisceaux externes et aussi les plus extérieurs d'entre eux, passent toutes dans la volve épaisse et profonde qui en entoure la base, ils pénètrent seuls dans le rameau, où ils s'élèvent, disposés en un seul large cercle irrégulier et sans émettre de branches vers l'extérieur, puisqu'il ne produit pas de feuilles sur ses flancs, jusqu'à la base du capitule terminal. A l'absence de feuilles sur le rameau endogène correspond donc ici une structure plus simple de ce rameau.

C'est qu'en effet la seconde volve, qui se déchire, comme la première, en larges lames triangulaires, aussi longues, mais moins épaisses, ne reçoit du rameau, ni stèles naturellement, puisqu'il n'en possède pas, ni aucune branche des faisceaux cribrovasculaires qu'il possède. Elle est et demeure exclusivement parenchymateuse, formée seulement par la couche corticale externe du rameau. La structure en serait bien différente si, comme l'a cru M. J. Hooker et à sa suite tous les botanistes qui ont suivi, elle provenait de la concrescence d'un verticille de feuilles écailleuses, si elle était, comme on dit, un involucre. Évidemment cette seconde volve, caractéristique du genre et de la tribu, a pour fonction de protéger, aux lieu et place des feuilles absentes, le jeune capitule pendant son développement.

Sur l'un des exemplaires récoltés en Chine, au Su-tchuen, par M. Henry (n° 8888) et cités plus haut, j'ai observé une disposition, sans doute rare et exceptionnelle, mais qui mérite pour-

tant d'être remarquée. Le rameau florifère, qui mesure dans sa totalité 14 centimètres de long et qui porte sa seconde volve à 4 centimètres de la première, en produit une troisième à 5 centimètres au-dessus de la seconde, toute pareille à celle-ci, puis se prolonge encore de 2 centimètres avant de se terminer par le capitule. Cet exemplaire est donc trivolve, et non bivolve comme d'ordinaire.

C'est dans cette espèce que M. J. Hooker a décrit et figuré, comme il a été dit plus haut (p. 168), l'origine de la stèle axile dans le très jeune rhizome (*loc. cit.*, p. 7, pl. VI, fig. 7 et 8) et que, vu son indépendance, mais sans preuve directe toutefois, il a admis qu'elle descend du rhizome dans la racine nourricière, au lieu de monter de la racine nourricière au rhizome, suivant l'opinion de Gœppert. C'est aussi chez elle qu'il a décrit et figuré, dans une section longitudinale du rhizome, la marche et la division en éventail des gros cordons vasculaires, c'est-à-dire des stèles (*loc. cit.*, p. 9, pl. IV, fig. 2, 20 et 22, pl. VI, fig. 2 et 3), mais sans remarquer toutefois ni représenter leur pénétration dans la volve, où, comme on sait, elles se terminent.

5. *Organisation florale.* — Dans la B. involucrée, type de la section Eubivolve, où elle est bisexuée et où les fleurs mâles de l'anneau inférieur sont et demeurent sessiles, l'inflorescence est tout du long un capitule. Dans les autres espèces, formant la section Dibivolve, où elle est unisexuée dioïque, si l'inflorescence femelle est encore un capitule, l'inflorescence mâle, où les fleurs sont pédicellées au moment de l'épanouissement, est une grappe ombelliforme.

Sessile dans la première section, pédicellée dans la seconde, la fleur mâle est partout trimère, avec trois sépales égaux, dont un médian postérieur. L'androcée a trois étamines épisépales, à filets très courts concrescents en un synandre à trois faisceaux cribrovasculaires, à anthères presque sessiles portant chacune deux sacs polliniques transversaux, qui s'ouvrent par deux fentes également transversales, rapprochées au fond du sillon qui les sépare. Les grains de pollen sont sphériques avec une exine granuleuse. Par cette organisation de la fleur mâle, le

genre Bivolve ressemble au genre Balanie, beaucoup plus qu'aux trois autres genres de la tribu des Balanophorées.

Le capitule femelle a la même composition que dans les autres genres. A en juger par les figures données par M. J. Hooker pour la B. involucrée (*loc. cit.*, pl. V), les appendices stériles, entremêlés ici aux fleurs femelles qui en sont indépendantes, par leur forme, leur dimension et leur couleur rouge, ressemblent aux fleurs mâles et suggèrent l'idée, déjà émise plus haut (p. 174), qu'ils sont peut-être tout autant de fleurs mâles avortées, réduites à leurs pédicelles. Conformée comme dans les autres genres, la fleur femelle offre aussi, au moment de l'épanouissement, la même structure, comme j'ai pu m'en assurer dans la B. involucrée et dans la B. de Farges. Ce résultat est en complète opposition avec les assertions de M. J. Hooker et de Hofmeister au sujet de la première espèce. M. J. Hooker a vu, en effet, et figuré dans l'ovaire une loge renfermant, attaché au sommet de la paroi, un ovule qui finit par en remplir toute la capacité (1). Hofmeister a décrit et représenté avec plus de précision ce prétendu ovule pendant, qu'il regarde, ici aussi, comme anatrope; mais sa description et les trois figures dont il l'appuie me paraissent inexactes et me demeurent incompréhensibles (2).

6. *Développement de la fleur femelle en fruit.* — M. J. Hooker a vu et figuré, dans la B. involucrée, un grain de pollen fixé au sommet du style et un tube pollinique ayant traversé le style dans toute sa longueur (*loc. cit.*, pl. V, fig. 15 et 16). C'est tout ce qu'on sait de la formation de l'œuf dans ce genre. Il y a là une lacune importante à combler.

On ignore aussi complètement, dans ce genre, le développement de l'œuf en embryon, la formation de l'albumen et la structure du fruit mûr, autant de points qui exigent et appellent de nouvelles recherches.

(1) *Loc. cit.*, p. 17, pl. V, fig. 6 à 14, 1856.
(2) *Neue Beiträge*, *loc. cit.*, p. 587, pl. XIV, fig. 6, 7 et 8, 1859.

3. RÉSUMÉ POUR LA FAMILLE DES BALANOPHORACÉES

Avec les deux tribus, les cinq genres et les cinquante espèces qui la composent pour le moment, la famille des Balanophoracées, telle qu'on l'a définie et limitée dans cet Ouvrage, forme un tout assez homogène, dont il convient de résumer maintenant les principaux caractères.

1. *Rhizome et rameau florifère.* — Toujours dépourvu à la fois de racines et de feuilles, le rhizome tuberculeux offre partout la même structure, qui est polystélique avec faisceaux cribrovasculaires corticaux, inverses en dehors, directs en dedans, et cette structure lui demeure propre, se continuant et se terminant dans la volve, lorsqu'il produit un rameau florifère.

Partout aussi le rameau endogène florifère qui en émane, ne recevant du rhizome qu'une partie des faisceaux cribrovasculaires corticaux directs de sa région centrale, a une structure beaucoup plus simple, qui est astélique.

Partout le rhizome et le rameau florifère sont dépourvus d'amidon, mais par contre abondamment munis d'une résine spéciale, la balanophorine, localisée dans l'écorce, qui en produit dans toutes ses cellules, et ne pénétrant pas dans les stèles. L'un et l'autre sont également dépourvus de cellules scléreuses.

Partout, enfin, les stèles du rhizome ont la même structure, remarquable à la fois dans le péricycle, épais à larges cellules tannifères, dans le bois primaire, à files de grandes cellules sécrétant de l'huile essentielle, et dans le pachyte, à larges rayons traversés par des tubes et plus tard par des files de grandes cellules sécrétrices.

Le corps végétatif y offre pourtant deux degrés de différenciation, qui correspondent aux deux tribus.

Tantôt le rameau florifère endogène y est, tout aussi bien que le rhizome, dépourvu de feuilles sur ses flancs. Le membre *feuille* n'y fait son apparition que dans l'inflorescence terminale, sous forme d'abord de bractées mères des fleurs mâles, puis de sépales et d'étamines dans les fleurs mâles, de

carpelles dans les fleurs femelles. Par contre, pour obtenir dans son jeune âge la protection qui lui est nécessaire, le capitule est deux fois endogène et doit percer successivement deux volves pour paraître au dehors et épanouir ses fleurs. C'est l'état le plus simple, réalisé chez les Bivolvées.

Tantôt le rameau florifère endogène produit, isolées sur ses flancs, des feuilles largement développées, quoique sans chlorophylle, dont l'ensemble protège le capitule dans le jeune âge. Celui-ci n'est alors qu'une seule fois endogène et ne perce qu'une seule volve pour paraître au dehors. C'est l'état le plus compliqué, réalisé chez les Balanophorées.

2. *Organisation de la fleur et du fruit.* — Toujours terminale, simple et capituliforme, l'inflorescence est formée de fleurs unisexuées, les mâles munies de bractées mères, les femelles dépourvues de telles bractées, mais entremêlées de pièces stériles, qui les recouvrent et les protègent dans le jeune âge, et qui paraissent être autant de fleurs mâles avortées, réduites à leurs pédicelles.

La fleur mâle a un périanthe simple, un calice seulement, dialysépale et valvaire, et un androcée isomère, concrescent en un synandre à sacs polliniques dorsaux, s'ouvrant suivant leur longueur.

La fleur femelle est dépourvue de périanthe et réduite à un seul carpelle très petit, muni d'un style simple, dont l'ovaire est plein et différencie directement dans son écorce la macrodiode, c'est-à-dire la cellule mère du prothalle femelle. Il n'y a donc ni nucelle, ni ovule. Celle-ci produit l'oosphère à son extrémité inférieure, qui se recourbe vers le haut au-devant du tube pollinique, pour faciliter la formation normale de l'œuf aux dépens de l'oosphère et celle du trophime aux dépens de la mésocyste, deux points qui exigent de nouvelles recherches. Il y a donc basigamie.

Le développement ultérieur de l'œuf en embryon et du trophime en albumen appelle aussi un nouvel examen.

Une apogamie, avec formation d'un albumen parthénogénétique et d'un faux embryon différencié dans cet albumen, a été observée à Java, chez deux espèces de Balanielles. Si elle

se retrouve dans d'autres Balanielles et si elle se rencontre aussi dans d'autres genres de la famille, c'est ce que décideront les recherches à venir.

Dans tous les cas, le fruit mûr est inséminé, sec et indéhiscent. C'est un caryopse, renfermant un petit embryon homogène et paucicellulaire, enveloppé par un albumen oléagineux. On en ignore la germination.

Ce qui varie le plus dans l'organisation florale, c'est la conformation de la fleur mâle et surtout de l'androcée, dont les modifications caractérisent les genres à l'intérieur de chaque tribu. C'est ensuite le groupement des fleurs dans l'inflorescence, qui est tantôt bisexuée, tantôt unisexuée avec diœcie, deux manières d'être qui, se rencontrant dans trois des genres, permettent de les subdiviser chacun en deux sections. C'est, enfin, toute une série de caractères moins importants, comme la forme du rhizome et la présence ou l'absence de pustules à sa surface, comme la forme, la dimension et la couleur du rameau florifère, des feuilles qu'il porte et de l'inflorescence qui le termine, de l'inflorescenee mâle surtout, qui est tantôt un capitule, tantôt une grappe ombelliforme ou spiciforme, etc., caractères qui permettent de distinguer et de définir les espèces dans chaque genre et dans chaque section.

3. *Distribution géographique.* — Au point de vue de leur distribution géographique générale, les Balanophoracées croissent exclusivement dans l'Asie centrale et orientale, ainsi qu'en Océanie, jusques et y compris Madagascar et les Comores. On n'en trouve ni en Asie Mineure, ni en Europe, ni en Afrique continentale, ni en Amérique. Elles habitent les forêts des montagnes dans les régions tropicales. Les plus alpines de toutes paraissent être les Bivolves, qui croissent encore, dans l'Himalaya et au Yun-nan, à plus de 3000 mètres d'altitude. Aux extrêmes limites de leur aire, elles se font rares ; vers l'est, on n'en connaît qu'une seule jusqu'à présent à Tahiti, et c'est une Balanielle ; vers l'ouest, on n'en a trouvé encore que deux à Madagascar et aux Comores, et ce sont aussi des Balanielles. Ce genre est donc celui des cinq qui offre la plus large dispersion.

4. *Balanophoracées des colonies françaises.* — Si l'on considère, en particulier, leur distribution dans les colonies françaises, on voit que, des cinq genres constitutifs, deux seulement y sont représentés : les Balanophores par cinq et les Balanielles par quatre, en tout neuf espèces. La Nouvelle Calédonie a deux Balanophores (B. fongeuse et B. de Forster). Madagascar et les Comores ont deux Balanielles (B. de Hildebrandt et B. distante), dont une se retrouve à Tahiti. La Cochinchine a une Balanophore (B. de Pierre) et une Balanielle (B. fasciculée). Le Cambodge a aussi une Balanophore (B. grêle) et une Balanielle (B. sphérique). Le Tonkin n'a jusqu'à présent qu'une Balanophore (B. de Bon).

II. FAMILLE DES LANGSDORFIACÉES.

1. *Caractères généraux.* — Rhizome velu, formé de deux parties également aphylles : un tubercule primitif inséré sur la racine hospitalière par un suçoir primaire et des cordons cylindriques issus de lui, progressivement ramifiés, qui se fixent çà et là sur d'autres racines nourricières en y enfonçant des suçoirs secondaires et qui produisent des rameaux endogènes feuillés et florifères. Tubercules, cordons cylindriques et rameaux feuillés abondamment pourvus de cellules scléreuses. Fleurs mâles entremêlées d'appendices stériles et dépourvues de bractées mères. Fleurs femelles non entremêlées d'appendices stériles, dépourvues aussi de bractées mères, mais munies d'un périanthe gamophylle, concrescent avec le pistil jusqu'à la base du style; pistil infère, réduit à un seul carpelle, renfermant un prothalle femelle droit et acrogame. Fruit drupacé.

2. *Division de la famille en deux genres, formant deux tribus.* — Ainsi caractérisée, la famille des Langsdorfiacées ne comprend que deux genres, mais ils sont bien distincts.

Tantôt, en effet, les cordons cylindriques procèdent du tubercule primitif par voie exogène et sont dépourvus de coiffe au sommet; ce sont alors de simples prolongements ou de simples ramifications du rhizome, qui produisent à leur extrémité chacune un rameau endogène, feuillé et florifère. C'est le genre

Langsdorfie (*Langsdorfia* Martius), qui a donné son nom à la famille.

Tantôt ils procèdent du tubercule primitif par voie endogène et sont munis d'une coiffe au sommet; ce sont alors autant de racines produites par le rhizome et qui forment, en deux rangées sur leurs flancs, les rameaux endogènes, feuillés et florifères. C'est le genre Thonningie (*Thonningia* Vahl).

La présence dans le second genre d'une racine, membre qui apparaît ici pour la première fois dans l'alliance des Balanophorales, crée entre lui et le premier une différence tellement importante qu'on ne peut s'empêcher de la traduire dans la Classification, en regardant chacun d'eux comme le type d'une tribu distincte. La famille se trouvera donc divisée tout d'abord en deux tribus, les *Langsdorfiées* et les *Thonningiées*, ainsi sommairement caractérisées :

LANGSDORFIACÉES. Cordons gemmipares.....	caulinaires....	*Langsdorfiées.*
	radicaux.......	*Thonningiées.*

Considérons séparément ces deux tribus, en commençant par les Langsdorfiées, où la différenciation du corps est le moins marquée.

1. TRIBU DES LANGSDORFIÉES

Caractérisée par ce fait que les cordons cylindriques gemmipares qui émanent du tubercule sont de simples branches exogènes du rhizome, aphylles comme lui, la tribu des Langsdorfiées ne comprend actuellement que le seul genre Langsdorfie.

1. Genre **Langsdorfie.**

Défini comme il vient d'être dit (p. 213), le genre Langsdorfie (*Langsdorfia* Martius) a été créé par Ph. de Martius en 1818 pour une plante récoltée au Brésil, dans les environs de Rio de Janeiro, d'abord par Langsdorff, puis par lui-même, qu'il a décrite et figurée sous le nom de Langsdorfie hypogée (*Langsdorfia hypogæa* Martius) (1).

1. *Nombre et qualité des espèces.* — C'est jusqu'à présent, chose

(1) Ph. de Martius dans Eschwege's Journal von Brasilien, II, p. 178, pl. V, 1818, et *Nova genera et species*, III, p. 181, pl. 298 et 290, 1829.

singulière, la seule espèce reconnue de ce genre. En effet, après examen des échantillons et discussion des différences alléguées, M. J. Hooker y a rapporté, en 1856, la plante du Mexique que Liebmann avait décrite en 1841 sous le nom de *Thonningia mexicana* et celle de Colombie que Klotzsch et Karsten avaient nommée en 1847 *L. Moritziana*. Il a conservé, il est vrai, comme espèce distincte, la forme que Weddell avait récoltée dans la province de Goyaz, au Brésil, et qu'il avait nommée, en 1850, *L. rubiginosa*. Mais celle-ci, parce qu'elle ne diffère du type que par l'épais revêtement cotonneux du rhizome, y a été rattachée à son tour, en 1869, par Eichler et par tous les auteurs qui ont suivi. Il est probable pourtant que les recherches ultérieures conduiront non seulement à rétablir cette L. rubigineuse, mais encore à reconnaître comme espèces distinctes plusieurs formes qui s'éloignent plus qu'elle de la L. hypogée.

2. *Distribution géographique*. — Quoi qu'il en soit, telle qu'elle est comprise actuellement, la L. hypogée se rencontre, à l'exception des Antilles, dans les régions les plus diverses de l'Amérique tropicale, depuis le Mexique jusqu'au Brésil austral.

Elle a été beaucoup étudiée, depuis la première publication de Martius, d'abord par L.-Cl. Richard dès 1822 (1), puis de nouveau par Martius en 1829, ensuite par Unger en 1840 (2), J. Hooker en 1856 (3), Hofmeister en 1859 (4), A. Chatin en 1862, Eichler en 1869 et 1873 (5).

Aussi, après en avoir résumé la conformation externe, se bornera-t-on ici à faire connaître plusieurs points de la structure tant du corps végétatif que de l'organisation florale qui ont échappé jusqu'à présent à l'attention des anatomistes. L'étude en a été faite sur une belle série d'échantillons dans l'alcool récoltés au Brésil par Glaziou et qui font partie des collections de notre Muséum.

(1) L.-Cl. Richard, *Mémoire sur une nouvelle famille de plantes, les Balanophorées* (Mémoires du Muséum d'histoire naturelle, VIII, p. 412, pl. XIX, 1822). L'auteur nomme la plante, on ne sait pourquoi, *L. Janeirensis*.

(2) Unger, *Ann. der Wiener Museums*, p. 38 et 42, pl. IV et VI, 1840.

(3) J. Hooker, *Loc. cit.*, p. 39, pl. II, 1856.

(4) Hofmeister, *Neue Beiträge, loc. cit.*, p. 576, pl. XII, 1859.

(5) Eichler, *Flora brasiliensis*, IV, 2, p. 9, pl. I, II et III, 1869, et *Prodromus*, XVII, p. 140, 1873.

3. *Conformation externe.* — Dépourvu de racines et de feuilles, velu, sans trace de ces pustules qui ne manquent dans aucun genre chez les Balanophoracées, le rhizome est renflé en tubercule au-dessus de sa première insertion sur la racine hospitalière et se prolonge directement en cordons cylindriques plus ou moins longs et plus ou moins rameux, qui peuvent s'attacher çà et là à d'autres racines nourricières en y enfonçant de nouveaux suçoirs. Ces racines peuvent paraître alors insérées sur le rhizome, auquel elles ont, en effet, été attribuées par les premiers observateurs, notamment Martius et Richard, jusqu'à ce que M. J. Hooker d'abord et plus tard Eichler en aient reconnu la vraie nature. Ce qui n'a pas empêché A. Chatin de les regarder de nouveau, en 1862, comme procédant du rhizome et appartenant au parasite (1).

A un moment donné, les cordons cylindriques et leurs branches distiques de divers ordres produisent chacun sous son sommet un rameau endogène, entouré à sa base d'une volve dentée. Plus ou moins long, ce rameau dressé porte d'abord, isolées suivant $\frac{13}{34}$, mais rapprochées et imbriquées sur ses flancs, un grand nombre de feuilles écailleuses, plus grandes au milieu, décroissant vers le haut et vers le bas, triangulaires, à sommet pointu, à bord cilié, à surface glabre. Puis, il se termine par une inflorescence composée de fleurs unisexuées, d'une seule sorte avec diœcie. Dans le rameau mâle, déjà plus long dans sa partie feuillée, ce qui permet de le reconnaitre comme tel avant l'épanouissement, l'inflorescence est aussi plus allongée, et comme les fleurs mâles y sont pédicellées, c'est une grappe spiciforme. Dans le rameau femelle, déjà plus court dans sa région feuillée et reconnaisable comme tel dès le jeune âge, l'inflorescence est aussi plus courte, globuleuse, et, comme les fleurs y sont sessiles, c'est un capitule.

4. *Structure du rhizome.* — Pour étudier complètement la structure du rhizome, il faut considérer d'abord un tubercule primitif de moyenne grandeur, directement inséré sur la racine hospitalière. Pratiquons donc les sections dans un tel tubercule

(1) Ad. Chatin, *Anatomie comparée des végétaux*, p. 530, pl. XCIX, fig. A, 1862.

à un centimètre au-dessus de sa base d'insertion, niveau où il a deux centimètres de diamètre.

L'épiderme, est formé de petites cellules à parois minces, mais lignifiées, prolongées la plupart en poils simples et bicellulaires, à base renflée.

Au-dessous s'étend sans discontinuité jusqu'au centre une écorce hétérogène, formée surtout de cellules polyédriques à parois minces et cellulosiques, ne laissant entre elles que de très petits méats, mais où il se différencie de bonne heure un grand nombre de cellules polyédriques à parois très épaisses et lignifiées, isolées ou groupées en paquets plus ou moins gros et plus ou moins allongés en faisceaux. Très nombreux, très rapprochés et plus épais dans la couche périphérique, à laquelle ils donnent une grande dureté, ces groupes scléreux sont plus minces, plus espacés et plus rares dans le reste de l'épaisseur, mais on en trouve jusque dans la région centrale. Par là, cette écorce ressemble donc au parenchyme d'une poire très pierreuse. Toujours dépourvues d'amidon, les cellules à parois minces renferment toutes cette résine spéciale, la balanophorine, dont on a signalé la présence constante chez les Balanophoracées. Elle y est tellement abondante que dans certaines contrées, notamment à la Nouvelle-Grenade, aux environs de Bogota, on s'éclaire avec ces rhizomes comme avec des chandelles. Les groupes scléreux fournissent à la flamme un aliment et lui donnent de la durée.

L'écorce ainsi constituée renferme, à partir d'une certaine profondeur et disséminées dans sa région moyenne, un grand nombre, une quarantaine dans le tubercule considéré, de cordons cylindriques inégaux, de un à deux millimètres d'épaisseur, les plus gros élargis tangentiellement et en voie de division latérale. Bordé par l'assise la plus interne de l'écorce, dont les cellules plates lui forment un endoderme particulier, chacun d'eux se compose d'une couche de plusieurs assises de grandes cellules à paroi mince dépourvues de balanophorine, qui est le péricycle, d'un anneau de tubes criblés, mêlés de parenchyme cellulosique également sans balanophorine, qui est le liber, et d'un massif central formé d'étroits vaisseaux rayés et de larges files de cellules isolées et sécrétrices, à très gros noyaux, qui

est le bois. En un mot, chacun d'eux est une stèle, sans moelle ni rayons primaires, semblable à celles dont la présence est constante, on l'a vu, dans le rhizome des Balanophoracées. Il y a seulement cette différence qu'ici l'épais péricycle conserve cellulosiques les membranes de toutes ses assises, à l'exception de la plus interne, qui seule se lignifie et dès lors simule un endoderme; il y a là une erreur à éviter.

Après coloration au vert d'iode, la stèle offre donc, au centre le même aspect que dans la famille précédente, mais à la périphérie un aspect tout différent. En outre, dans l'épaisseur de la couche périphérique non lignifiée du péricycle, on voit, ordinairement au nombre de cinq, quelquefois de quatre ou de six, de petits paquets équidistants, formés de quelques vaisseaux étroits, spiralés ou réticulés, souvent étalés tangentiellement. Très différents de ceux du bois de la stèle, ces vaisseaux n'ont aucune connexion avec eux et en demeurent toujours séparés par l'assise interne lignifiée du péricycle et par l'anneau libérien. Mais ils s'unissent entre eux, çà et là, par des branches transversales. On verra tout à l'heure le rôle de ces fascicules vasculaires péricycliques.

Dans chaque stèle, surtout dans les plus grosses, on voit, à la limite du bois et du liber, une zone formée de cellules jeunes, disposées à la fois en séries radiales et concentriques, qui témoigne de l'existence d'un pachyte, formant du bois secondaire en dedans, du liber secondaire en dehors. On reviendra plus loin sur ce pachyte.

Le tubercule du rhizome est donc ici polystélique, comme l'est le rhizome tuberculeux tout entier chez les Balanophoracées.

Entre les stèles, dans la région moyenne, et aussi çà et là en dehors des stèles les plus externes, dans la zone périphérique, l'écorce renferme des faisceaux formés chacun d'un paquet de vaisseaux étroits, réticulés, et spiralés, et d'un paquet de tubes criblés mêlés de parenchyme, en un mot des faisceaux cribrovasculaires, diversement orientés, les uns tournant leurs vaisseaux en dehors, les autres en dedans, et d'autres encore par côté. Enfin, en dedans des stèles les plus internes, à la périphérie de la région centrale de l'écorce, on voit de pareils faisceaux cribrovasculaires, mais plus gros et tous orientés directement,

c'est-à-dire tournant leurs vaisseaux en dedans, disposés, au nombre de dix à douze, en un cercle régulier. Comme dans le rhizome tout entier des Balanophoracées, la polystélie du tubercule de la Langsdorfie est donc accompagnée d'un double système de faisceaux cribrovasculaires corticaux.

Qu'il y ait maintenant de fréquentes anastomoses entre les stèles et les faisceaux cribrovasculaires, externes, interposés ou internes, et entre les faisceaux des trois sortes, c'est ce dont il est facile de s'assurer. On voit, en effet, fréquemment une branche émanée d'un des faisceaux interposés s'approcher d'une stèle voisine, y pénétrer en s'introduisant dans la couche externe parenchymateuse du péricycle, en face d'un des fascicules vasculaires qu'elle renferme, puis perdre son paquet de tubes criblés et fusionner son paquet de vaisseaux avec le fascicule vasculaire péricyclique correspondant. La même union s'opère çà et là entre les faisceaux du cercle de la région centrale et les stèles les plus internes. On voit donc que les fascicules vasculaires péricycliques signalés plus haut ne sont que les prolongements dans les stèles des faisceaux cribrovasculaires corticaux, prolongements amoindris, réduits à leur moitié vasculaire, qui s'amincit peu à peu. Aussi n'est-il pas rare de voir çà et là le groupe vasculaire péricyclique accompagné d'un petit groupe criblé, reste de la moitié criblée en voie de disparition.

Il est intéressant de remarquer que l'union des faisceaux cribrovasculaires avec les stèles s'opère ici autrement que chez les Balanophoracées. Ici, c'est par les vaisseaux, après perte des tubes criblés ; là, c'était par les tubes criblés, après perte des vaisseaux. Ici, le prolongement vasculaire pénètre et rampe dans l'épaisseur du péricycle, sans aller au delà ; là, le prolongement criblé entrait à peine dans la stèle et rampait seulement à la surface du péricycle, dans son assise périphérique.

Si maintenant, du niveau considéré, on descend dans le tubercule vers le point d'attache, on voit les stèles se réunir en diminuant rapidement de nombre et se réduire, d'abord à quelques-unes disposées en un seul cercle, puis finalement à une seule axile dans le suçoir. La structure est donc, ici aussi, tout d'abord monostélique, pour devenir bientôt polystélique par ramification progressive de la stèle primitive.

Du niveau considéré remontons, au contraire, dans le tubercule, pour passer ensuite dans le cordon cylindrique qui le prolonge, puis dans une branche de premier ordre de ce cordon, puis enfin dans un rameau du dernier ordre, qui se termine par la pousse florifère endogène. A 10 centimètres, par exemple, du point d'attache, le tubercule un peu aplati, mesurant encore 20 millimètres de large, mais seulement 15 millimètres d'épaisseur, offre la même structure, avec une plus grande abondance des groupes scléreux dans l'écorce. Toujours nombreuses et conformées de la même manière, les stèles se sont rapprochées de la périphérie, où elles ne forment plus que deux cercles irréguliers, élargissant ainsi la région centrale, où le cercle agrandi des faisceaux internes en compte vingt-huit à ce niveau.

Considérons maintenant une branche horizontale de premier ordre de ce rhizome, issue de lui à 7 centimètres de sa base et coupée à peu de distance de son insertion. Elle est un peu aplatie, mesurant 16 millimètres de largeur sur 12 millimètres d'épaisseur. Elle est conformée comme le prolongement direct du tubercule, avec cette différence que les stèles, disposées encore en deux rangs sur la face inférieure, ne forment qu'un seul rang sur les côtés et cessent complètement sur la face supérieure, ce qui rend le rhizome dorsiventral. Les faisceaux du cercle interne y sont au nombre de dix-huit.

Étudions enfin une branche du dernier ordre du rhizome, terminée par une pousse florifère endogène, et considérée, par exemple, à 4 centimètres de la base de cette pousse, où elle mesure 10 millimètres de diamètre. Elle offre bien encore la même structure dans son épiderme muni de poils, et dans son écorce, renfermant un grand nombre de groupes scléreux dans toute son épaisseur, mais toute trace de stèles y a disparu. Seul, le cercle des faisceaux cribrovasculaires directs de la région centrale primitive, subsiste ici, avec vingt de ces faisceaux. Pourtant, en dehors de lui, on voit, disposés aussi en un cercle unique, mais très espacés, quelques petits faisceaux cribrovasculaires inverses, c'est-à-dire tournant leurs tubes criblés en dedans et leurs vaisseaux en dehors. Ce sont les prolongements de ceux qui, dans le tubercule, étaient mélangés ou extérieurs aux stèles, comme il a été dit (p. 218).

Ainsi la polystélie du rhizome, complète et abondamment développée dans le tubercule primitif à partir du premier point d'insertion sur la racine hospitalière, va diminuant dans les branches du premier ordre et disparaît tout à fait dans celles du dernier ordre, à une assez grande distance de la base du rameau endogène qui le termine.

Les deux systèmes des faisceaux cribrovasculaires corticaux, au contraire, tant ceux à orientation quelconque, qui étaient entremêlés aux stèles et qui sont maintenant tous inverses, que ceux à orientation directe du cercle interne, se prolongent au delà des stèles finissantes, jusqu'à la base du rameau endogène, où on les retrouvera tout à l'heure.

La collection du Muséum possède dans l'alcool, récolté et donné par Glaziou, un très gros tubercule primitif de Langsdorfie, mesurant 20 centimètres de long sur 12 centimètres de large et 10 centimètres d'épaisseur, inséré en un seul point sur l'extrémité d'une racine nourricière de 2^{cm},5 de diamètre. De profonds sillons le partagent en gros lobes de 3 centimètres à 6 centimètres de large, les uns, simplement arrondis au sommet, les autres, prolongés en autant de grosses branches, elles-mêmes ramifiées à plusieurs degrés, cassées la plupart à la base pour permettre au tubercule d'entrer dans le vase. Il m'a paru intéressant de comparer la structure d'un de ces gros lobes arrondis, voisin du point d'attache, à celle du tubercule de petite dimension que l'on vient d'étudier.

Sa base reçoit une grosse stèle, qui est l'une des premières branches de la très grosse stèle unique du suçoir. Elle s'y ramifie à plusieurs reprises dans les trois directions et les derniers rameaux viennent tous se terminer à peu de distance de la périphérie. En enlevant d'abord la croûte externe résistante, puis en égrénant dans un courant d'eau la masse des nodules scléreux dissociés qui l'enveloppe, il est facile d'isoler dans son entier le petit et élégant arbuscule coralloïde ainsi constitué. La section transversale d'un de ses rameaux du dernier ordre, ayant 1 millimètre d'épaisseur, montre, avec un pachyte déjà bien développé et d'ordinaire excentrique, la structure attribuée plus haut à la stèle. La section transversale de la grosse branche basilaire, large de 6 millimètres, montre la même structure,

mais avec un pachyte beaucoup plus épais. Tout entier lignifié et d'ordinaire excentrique, le bois secondaire y est formé de gros vaisseaux ponctués, isolés ou groupés par deux ou trois dans une masse de fibres à parois peu épaissies, disposées en séries radiales, subdivisée en compartiments par des rayons unisériés ou bisériés. Tout entier mou et cellulosique, le liber secondaire renferme un très grand nombre de larges cellules, superposées en files longitudinales isolées, et contenant chacune une masse opaque à structure souvent radiée; ce sont des files sécrétrices, analogues à celles du bois primaire. L'assise interne du péricycle, la seule, comme on sait, qui lignifie sa membrane, envoie çà et là vers l'intérieur, en direction radiale, un tube horizontal ou oblique, déjà formé dans la stèle avant l'apparition du pachyte, qui traverse le liber secondaire jusqu'au bord externe du bois secondaire, mais sans y pénétrer, semble-t-il, à plus forte raison sans en traverser l'épaisseur, comme on l'a vu chez les Balanophoracées. C'est donc surtout par le grand développement du pachyte et par la différence de structure qu'il permet d'y constater par rapport aux Balanophoracées, que ces grosses stèles offrent de l'intérêt.

Il reste encore un point intéressant à examiner. On a vu plus haut qu'une branche rampante quelconque du rhizome, si elle vient à rencontrer une racine nourricière, peut s'y fixer en y enfonçant un suçoir secondaire. Si la nouvelle fixation a lieu dans une région assez éloignée du tubercule primitif pour que le rhizome y ait perdu toute trace de polystélie, s'il s'agit par exemple d'une branche de dernier ordre terminée par une pousse florifère, la structure s'en trouve-t-elle modifiée tout autour de l'insertion, et comment?

La série des coupes transversales et longitudinales pratiquée dans une telle région montre que le suçoir secondaire a dans son axe une stèle unique, qui, en pénétrant dans la face inférieure de la branche, s'y divise aussitôt en deux, puis en quatre, puis en un nombre de plus en plus grand de stèles plus étroites. Conformées comme celles du tubercule primitif, celles-ci rayonnent tout autour du suçoir, dans la zone corticale externe un peu renflée de cette face inférieure, en dehors du cercle des

faisceaux cribrovasculaires directs. Elles remontent sur les côtés, mais s'y terminent sans se prolonger sur la face supérieure; en avant et en arrière, elles cessent aussi à quelque distance de l'insertion. A chaque fixation nouvelle, comme à l'insertion primitive, correspond donc une polystélie nettement accusée, mais qui dure beaucoup moins longtemps, qui s'étend beaucoup moins loin autour des fixations secondaires qu'autour du suçoir primaire.

Ce remarquable phénomène n'a pas pu être observé chez les Balanophoracées, puisque le tubercule de ces plantes ne s'insère qu'en un seul point sur la racine nourricière. Il n'y a donc, dans cette famille, ni suçoirs secondaires, ni polystélies secondaires.

5. *Structure du rameau endogène feuillé et florifère.* — Considérée immédiatement au-dessous de la volve qui entoure la base du rameau endogène, la branche de dernier ordre du rhizome offre la structure qui a été décrite plus haut à 4 centimètres de ce niveau ; le cercle interne y compte, par exemple, vingt-cinq faisceaux directs et le cercle externe une dizaine seulement de fascicules inverses. Ceux-ci, avec la zone périphérique de l'écorce, les groupes scléreux qu'elle renferme et l'épiderme velu qui la couvre, passent tous dans la volve, dont chacune des huit dents inégales en renferme quelques-uns. Le cercle interne des faisceaux directs, avec tout le reste de l'écorce à balanophorine, désormais dépourvue de cellules scléreuses ou n'en ayant que quelques-unes isolées dans la zone périphérique, passe seul dans le rameau renflé. Il s'y prolonge en s'élargissant et en multipliant ses faisceaux par division latérale, jusqu'à la base de l'inflorescence, émettant çà et là vers l'extérieur des branches qui se rendent aux feuilles. Plus haut, dans le réceptacle de la grappe mâle ou du capitule femelle, les faisceaux, beaucoup plus nombreux et plus petits, sont disséminés dans toute l'épaisseur de l'écorce à balanophorine, envoyant vers la périphérie des branches rayonnantes, qui, dans la grappe mâle, pénètrent dans les fleurs, mais qui, dans le capitule femelle, s'arrêtent à la surface du réceptacle sans entrer dans les fleurs.

6. *Structure de la feuille.* — L'épiderme de la feuille est glabre et sans stomates; ses petites cellules épaississent un peu et lignifient fortement la face externe de leur membrane, surtout sur la face inférieure ou externe, qui est protectrice. L'écorce renferme, dans un parenchyme à parois minces et cellulosiques riche en balanophorine, un grand nombre de cellules scléreuses, isolées ou rapprochées par petits groupes vers la base, localisées plus haut sous l'épiderme en une assise, interrompue en certains points, doublée en d'autres. On y voit, au milieu de l'épaisseur, sept petits faisceaux cribrovasculaires normalement orientés.

7. *Opinion des anciens auteurs sur la structure du rhizome.* — Avant de passer à l'organisation florale, il convient de rappeler ici comment les anciens auteurs, notamment M. J. Hooker en 1856, A. Chatin en 1862 et Eichler en 1869, ont compris la structure du corps végétatif, en particulier celle du rhizome de la Langsdorfie.

Tous les trois ont bien vu que, vers sa base d'insertion, le tubercule renferme des cordons cylindriques vasculaires relativement gros, qui partent du point d'attache en rayonnant tout autour, se ramifient à diverses reprises, se prolongent plus ou moins loin et se terminent librement en s'amincissant au voisinage de la surface. Tous les trois aussi les ont considérés comme des ramifications de la racine nourricière à l'intérieur du parasite.

Voici en quels termes, dans le texte de son mémoire, M. J. Hooker s'exprime à ce sujet : « The root swells considerably at the junction, and appears to send prolongations of wood into the rhizome of the parasite, which run along its axis for several inches ; but, though there is an intimate union between the wood of the root and the cellular tissue of the parasite, there seems to be no blending of their vascular systems » (1). L'explication des figures 11 à 17 de la planche II, qui représentent à divers états la section longitudinale de l'insertion, est encore plus affirmative à cet égard. Pour la figure 7, par exemple, il est dit : « Vertical section of a root and rhizome, the former sending

(1) *Loc. cit.*, p. 40, pl. II, fig. 11 à 17, 1856.

vascular prolongations into the latter ». Si j'insiste sur ce point, c'est qu'une pareille assertion peut étonner de la part de M. J. Hooker, quand on se souvient qu'il a fait de sérieuses objections à cette même manière de voir lorsqu'elle était émise par Gœppert à propos des Balanophores, comme il a été dit plus haut (p. 168).

Pour A. Chatin : « Les racines nourricières se présentent comme engagées d'elles-mêmes au sein du rhizome, où parfois aussi elles semblent ramifiées » (p. 528) et plus loin : « L'extrémité des racines nourricières est engagée dans les tissus du rhizome » (p. 530) (1).

Quant à Eichler, il est tout aussi affirmatif sur ce sujet (2), quand il décrit et figure ces cordons du tubercule comme « e radice nutriente adscendentes » (p. 12), et quand il ajoute plus loin : « Radix ita irritata plus minus intumescit et e ligno a parasito invaso ramulos singulosque fasciculos fibrovasculares, parenchymate parco angusto quasi corticatos, in illum immittit; qui, flabellatim divergendo sæpiusque ramos agendo (fig. 8), plus minus longè procurrunt, sed solemniter apicibus attenuatis intra parasitum adhuc definiuntur (fig. 8-10) » (p. 13).

En réalité, ces cordons sont, comme on l'a vu, des stèles, appartenant en propre au rhizome du parasite, et l'erreur est ici la même que chez les Balanophoracées. Il n'y a même pas ici contre elle les objections que M. J. Hooker lui a opposées, bien inutilement d'ailleurs, dans cette famille, comme on l'a vu (p. 169), et c'est ce qui en rend encore plus urgente la rectification.

Mais si la vraie structure du tubercule a été ainsi méconnue, celle beaucoup plus simple des branches du rhizome, considérées assez loin de toute insertion pour avoir perdu toutes leurs stèles, a été mieux comprise, quoique encore incomplètement. Dans une branche mince, M. J. Hooker a vu et figuré, dès 1856, cinq faisceaux cribrovasculaires, disposés en cercle dans un parenchyme à balanophorine et à cellules scléreuses, revêtu d'un épiderme velu (3). Eichler a décrit avec beaucoup de

(1) A. Chatin, *Anatomie comparée des végétaux*, p. 528, pl. XCIX, 1862.

(2) *Flora brasiliensis*, IV, 2, p. 12 et 13, pl. II, fig. 8, 1869. Les figures 9 et 10 sont des reproductions de celles de M. J. Hooker.

(3) *Loc. cit.*, p. 8, pl. II, fig. 7 à 10, 1856.

détails, en 1869, la structure d'une branche pareille, mais plus épaisse, comptant 20 à 30 faisceaux cribrovasculaires directs, disposés en un cercle unique vers le milieu du rayon (1). Toutefois, à l'un comme à l'autre de ces deux observateurs, le cercle externe des petits faisceaux cribrovasculaires inverses a complètement échappé.

8. *Organisation florale.* — Toujours terminale, simple et unisexuée avec diœcie, l'inflorescence est une grappe ombelliforme pour le pied mâle, où les fleurs sont pédicellées, un capitule pour le pied femelle, où elles sont sessiles. Dans la grappe mâle, les fleurs sont dépourvues de bractées mères, mais entremêlées de petits appendices stériles, renflés à la base, atténués au sommet, en forme de bouteilles, qui sont probablement autant de fleurs femelles avortées. Dans le capitule femelle, les fleurs, également dépourvues de bractées mères et non entremêlées d'appendices stériles, sont serrées côte à côte et souvent soudées ensemble vers le milieu de leur longueur.

Portée par un pédicelle long de 10 millimètres environ, la fleur mâle est trimère et monopérianthée. Le calice a ses trois sépales libres et valvaires, dont un médian postérieur, dépourvus de faisceau cribrovasculaire. L'androcée a ses trois étamines épisépales, à filets courts, munis chacun d'un faisceau cribrovasculaire, concrescents au centre en colonne, à anthères larges, unies seulement par leurs bords en un tube à section triangulaire. Le synandre est donc creux ici dans sa région supérieure et non plein tout le long, comme chez les Balanophoracées. Chaque anthère porte, sur sa face externe dorsale, une paire de longs sacs polliniques courbés en fer à cheval à convexité supérieure, et s'ouvrant chacune par deux fentes de même forme rapprochées au fond du sillon. Les grains de pollen sont sphériques ou légèrement triangulaires, à exine lisse, avec trois pores.

Par cette conformation, la fleur mâle ressemble, pour son type ternaire, aux Balanies et aux Bivolves, pour ses sacs polliniques en fer à cheval, aux Balanophores.

La fleur femelle, entièrement dépourvue de faisceaux cribro-

(1) *Loc. cit.*, p. 11 et 12, pl. II, fig. 1 à 7, 1869.

vasculaires et sessile, a un périanthe gamophylle, c'est-à-dire un calice gamosépale, faiblement trilobé, renfermant çà et là une cellule scléreuse et concrescent avec le pistil jusqu'à la base du style. Dans la moitié inférieure de la région concrescente, la fleur est libre d'avec ses voisines ; dans la moitié supérieure et tout le long du calice, elle leur est soudée, sans toutefois se confondre avec elle, la ligne de soudure restant très nette.

Rendu ainsi infère, le pistil se réduit, comme chez les Balanophoracées, à un seul carpelle, terminé par un style dont la moitié supérieure renfle en papilles ses cellules périphériques et se différencie ainsi en un stigmate.

Dans toute sa région inférieure ovarienne, concrescente avec le périanthe, le carpelle est plein. Dans la moitié inférieure de cette région, où les fleurs femelles sont libres, comme il vient d'être dit, on voit au centre une cellule beaucoup plus grande que les autres, allongée suivant l'axe et demeurant droite à tout âge. Elle est entourée par six à huit assises de cellules ordinaires. C'est la macrodiode, c'est-à-dire la cellule mère du prothalle femelle.

Unique au début, son noyau se divise d'abord en deux dans le sens de la longueur. Puis le noyau supérieur se divise de nouveau en deux dans le même sens ; après quoi, le noyau d'en haut se divise en deux transversalement, perpendiculairement au plan de symétrie du carpelle, dont le sens de cette division détermine précisément la direction, pour donner les noyaux des deux synergides ; tandis que le noyau d'en bas se divise en deux longitudinalement dans le plan de symétrie pour donner en haut le noyau de l'oosphère, en bas le quatrième noyau, qui demeure libre. Le noyau inférieur de la première division se comporte de même et donne en définitive les trois noyaux des antipodes et un quatrième noyau libre. Le prothalle femelle se trouve ainsi constitué, suivant la règle générale des Stigmatées, avec sept cellules, dont la plus grande, médiane, qui est la mésocyste, a deux noyaux, dont je n'ai pas vu la fusion ultérieure en un seul.

La structure du carpelle, au moment de l'épanouissement de la fleur, est donc ici la même que chez les Balanophoracées, et tout aussi inovulée, avec cette seule différence, importante il

est vrai, que le prothalle femelle y forme l'oosphère à son extrémité supérieure, comme d'ordinaire, et en conséquence, comme d'ordinaire aussi, demeure droit. Il en résulte que la formation de l'œuf y est nécessairement, toujours comme d'ordinaire, acrogame, et non basigame.

9. *Opinion des anciens auteurs sur la structure de la fleur femelle.* — La conformation de l'inflorescence et celle de la fleur mâle ont été exactement décrites et figurées par les premiers auteurs qui ont étudié la Langsdorfie, d'abord par Martius et par Richard, plus tard avec plus de détail par Eichler. Pourtant, ce dernier a fait la faute d'attribuer à chaque étamine deux paires de sacs polliniques droits, au lieu d'une seule courbée en fer à cheval; la section transversale est évidemment pareille dans les deux cas.

Il n'en a pas été de même pour la structure de la fleur femelle. Telle que je l'ai fait connaître dans ma Note préliminaire de 1896 (**32**, p. 307), elle se trouvait en contradiction formelle avec l'opinion alors régnante, fondée sur les recherches de M. J. Hooker en 1856, de Hofmeister en 1859 et de Eichler en 1869.

D'après M. J. Hooker, à qui l'on doit les premières notions sur ce difficile sujet, l'ovaire serait creusé d'une loge renfermant un très petit ovule paucicellulaire, pendant librement sous son sommet. « This ovule, dit-il, ist the most minute that I have met with in the vegetable kingdom » (1).

Hofmeister (2) y a vu aussi une cavité, continue avec un étroit canal creusé dans l'axe du style (fig. 1). Elle renferme une grande cellule libre qui la remplit presque complètement et qui y est attachée latéralement sous le sommet par un court pédicelle unicellulaire (fig. 3 et 4). Cette cellule doit être considérée comme l'ovule de la Langsdorfie, et l'auteur, allant plus loin que M. Hooker, ajoute : « Es ist nicht nur das kleinste aller mir bekannten Eichen von Phanerogamen, sondern auch, weil einzellig, das einfachst gebaute » (p. 577). Malgré cette

(1) *Loc. cit.*, p. 41, en note, 1856.
(2) *Neue Beiträge, loc. cit.*, p. 576, pl. XII, 1859.

grande simplicité, il regarde pourtant l'ovule comme anatrope, parce que, sans en donner aucune preuve, il lui attribue une courbure vers le haut, qui existe, en effet, comme on l'a vu, chez les Balanophoracées, mais qui fait ici totalement défaut. Je cite ce curieux passage : « Es stellt die reinste denkbare Form eines anatropen Eies dar, insofern es keinem Zweifel unterliegt dass die Richtung der grossen, Ei und zugleich Embryosack darstellenden, Zelle ursprünglich der Richtung der Stielzelle gleichsinnig nach unten ging, und dass nur die überwiegende einseitige Entwickelung des schliesslich als untere Hälfte erscheinenden Theils den Scheitel des Embryosacks nach oben rückte » (p. 578). Il n'a d'ailleurs pas pu suivre le développement ultérieur de l'unique grande cellule, qui est pour lui à la fois un ovule anatrope et un sac embryonnaire. Il l'a vue au début, avec son noyau encore unique, et pas plus loin. Cette grande cellule est évidemment celle qui a été décrite plus haut. L'erreur d'Hofmeister est de l'avoir rendue libre dans une loge, attachée par un pédicelle à sa paroi et recourbée vers le haut : toutes choses qui n'existent pas.

Pour Eichler (1), d'abord la fleur femelle de la Langsdorfie serait dépourvue de périanthe ; ce qui est regardé comme un calice par nous et par la plupart des auteurs serait un simple prolongement en forme de bourrelet de la partie supérieure de l'ovaire. Puis, le pistil y serait formé de deux carpelles, avec leurs deux styles concrescents en un seul. Enfin, ces deux carpelles seraient ouverts et concrescents bord à bord en un ovaire uniloculaire. Dans cette loge se trouverait un ovule multicellulaire, attaché à la base et dressé, orthotrope par conséquent, la remplissant complètement et si intimement soudé à sa paroi que sa limite est difficile à distinguer. C'est dans cet ovule que se trouve au centre une grande cellule, allongée suivant l'axe, entourée de deux ou trois assises de cellules ordinaires, et qui est le sac embryonnaire. Elle renferme en effet, au sommet, deux « vésicules embryonnaires », à la base deux antipodes et au milieu un noyau propre.

On voit que la manière dont Eichler a compris la fleur femelle de la Langsdorfie diffère beaucoup de l'opinion de Hof-

(1) *Flora brasiliensis*, IV, 2, p. 19, pl. III, fig. 12 à 15, 1869.

meister, plus loin de la vérité sur la plupart des points, plus près sur quelques autres. Plus loin, par l'absence de périanthe, la dualité des carpelles, l'ovule massif et dressé ; plus près, par l'inclusion pure et simple de la grande cellule dans le parenchyme environnant, par sa forme droite et demeurant telle.

En somme, l'erreur commune à ces trois auteurs est d'avoir, chacun à sa manière, attribué au pistil de la Langsdorfie une loge et dans cette loge un ovule qui n'existent pas.

Vu son étrangeté, je crois pouvoir me borner à rappeler ici, sans y insister, l'opinion émise, en 1850, par Weddell, d'après laquelle la fleur femelle tout entière de la Langsdorfie serait un simple ovule, dont le tube supérieur serait l'unique tégument et le filament inclus le sommet étiré du nucelle, ce qui ferait de cette plante une Gymnosperme (1).

10. *Développement de la fleur femelle en fruit.* — Bien que M. J. Hooker ait vu des tubes polliniques s'allonger dans le style suivant son axe (*loc. cit.*, p. 41, en note) et que Hofmeister ait aperçu et figuré l'extrémité dilatée de ces tubes en contact avec le sommet de la grande cellule (*loc. cit.*, p. 578), on ne sait encore rien de précis sur la formation de l'œuf aux dépens de l'oosphère et du trophime aux dépens de la mésocyste. C'est un point qui appelle de nouvelles recherches.

On ne connaît pas non plus les premiers stades du développement de l'œuf en embryon et du trophime en albumen. Dans une phase un peu avancée, Hofmeister a vu la grande cellule primitive remplie par un corps formé de huit à douze cellules en quatre rangs, renfermant à son extrémité une cellule tubuleuse fixée au sommet de la membrane ; le premier est un albumen oléagineux, à son début, la seconde un œuf, non encore cloisonné (2). D'après lui, c'est ce corps pluricellulaire que M. J. Hooker a pris pour l'ovule de cette plante.

Quatre à cinq fois plus gros que l'ovaire primitif, qui demeure surmonté du tube calicinal oblitéré, mais qui a perdu son style, le fruit mûr n'a pas et ne saurait avoir de graine, puisque l'ovaire n'avait pas d'ovule : il est donc inséminé. Il se

(1) *Loc. cit.*, p. 181, 1850.
(2) *Loc. cit.*, p. 578, pl. XII, fig. 6 et 7. 1859.

compose de trois parties intimement unies, un péricarpe, un albumen et un embryon. Le péricarpe, comme l'ont bien vu déjà Hofmeister (1) et Eichler (2), qui est indéhiscent, conserve minces et molles les membranes de ses assises externes. L'assise interne, au contraire, épaissit et lignifie les faces internes et latérales de ses cellules, en forme d'U, et en conserve minces les faces externes; elle forme ainsi un mince noyau, qui rend le péricarpe drupacé. L'albumen a ses grandes cellules riches en huile. Enveloppé par l'albumen dans son quart supérieur, l'embryon est sphérique et homogène, formé de nombreuses petites cellules et attaché au sommet par un suspenseur unisérié. Un tel fruit inséminé peut être dit un caryopse drupacé.

La germination n'en a pas été observée jusqu'à présent.

2. Tribu des THONNINGIÉES.

Caractérisée par ce fait que les cordons cylindriques gemmipares qui émanent du tubercule sont des racines, d'origine endogène et munies d'une coiffe au sommet, caractère par où ces plantes diffèrent de toutes les autres Balanophorales, la tribu des Thonningiées ne comprend actuellement que le seul genre Thonningie.

2. Genre **Thonningie**.

Défini comme il a été dit plus haut (p. 214), le genre Thonningie (*Thonningia* Vahl) a été créé en 1804 par Vahl pour une plante dioïque à fleurs rouges, récoltée par Thonning, cette même année, à Aquapim en Guinée. Il l'a décrite et figurée, sous le nom de Th. sanguine (*Th. sanguinea* Vahl), dans une Note lue à la Société d'histoire naturelle de Copenhague, qui n'a été publiée que beaucoup plus tard, longtemps après sa mort, en 1818, l'année même où Martius découvrait au Brésil la Langsdorfie hypogée (3).

M. J. Hooker, qui a eu communication des échantillons originaux, conservés au musée botanique de Copenhague, en a

(1) *Loc. cit.*, p. 580, pl. XII, fig. 7 et 8, 1859.
(2) *Loc. cit.*, p. 20, pl. III, fig. 16 à 21, 1869.
(3) Vahl, *Acta Soc. hist. nat. Hafnensis*, VI, 124, pl. VI, 1818. — Vahl est mort en 1804.

donné, en 1856, une description plus complète que celle de Vahl et accompagnée de figures (1). La plante a été retrouvée depuis, d'abord à Abeokuta au Niger, par Irving, puis au Congo belge par Laurent en 1895 et par Thonner en 1896, plus récemment au Congo français par M. Chevalier, qui en a récolté les échantillons femelles en fruits, le 28 novembre 1902 (n° 6483), au territoire du Chari, entre Fort-Crampel et la moyenne Koddo, et les mâles en fleurs, le 12 janvier 1904, à Brazzaville (n° 11233).

1. *Nombre et qualité des espèces.* — La Th. sanguine est restée le seul représentant du genre jusqu'en 1886, où M. Fawcett, en collaboration avec M. J. Hooker, en a fait connaître une seconde espèce, également dioïque, récoltée à Madagascar, d'abord en échantillons femelles par Deans Cowan et par Parker, puis en échantillons mâles par M. Humblot, qu'il a nommée Th. malgache (*Th. malagasica* Fawcett) (2). Ni dans l'une, ni dans l'autre de ces deux espèces, si l'on en possède les cordons cylindriques d'où procèdent les rameaux florifères endogènes, on n'a récolté encore le tubercule primitif, inséré sur la racine nourricière, qui produit ces cordons cylindriques.

Au cours d'un voyage au Congo français en 1894, M. Lecomte a découvert le 13 janvier, à Niounvou, au bord de la Loukamba, affluent du Kouilou, une troisième espèce de ce genre, nommée Lando par les indigènes, qui diffère des deux autres par ce que le capitule y est bisexué, les fleurs mâles formant un étroit anneau autour de la base du massif des fleurs femelles. Il l'a décrite et étudiée, en 1896, sous le nom de Th. sessile (*Th. sessilis* Lecomte) (3). Il en a recherché et rapporté le tubercule primitif inséré sur la racine nourricière, qui manque jusqu'à présent aux échantillons des deux autres espèces, et qui permet de compléter, à l'aide de celle-ci, la connaissance de ce remarquable genre.

2. *Distribution géographique.* — Composé pour le moment de ces trois espèces, le genre Thonningie est propre à l'Afrique, comme le genre Langsdorfie à l'Amérique ; mais il est intéressant

(1) Hooker, *Loc. cit.*, p. 42, pl. III, 1856.
(2) Fawcett, *On new species of Balanophora and Thonningia* (Trans. of the Linn. Society of London, 2e série, II, p. 238, pl. XXXV et XXXVI, 1886).
(3) Lecomte, *Sur une nouvelle Balanophorée du Congo français* (Journal de Botanique, X, p. 229, pl. I, 1896).

de remarquer que, si deux de ces espèces croissent en Afrique occidentale, la troisième habite très loin de là, à Madagascar. Par elle, la famille américaine et africaine des Langsdorfiacées se trouve donc représentée dans cette grande île, côte à côte avec la famille asiatique et océanienne des Balanophoracées, qui y est représentée par les deux espèces de Balanielle étudiées plus haut.

3. *Groupement des espèces en deux sections.* — Suivant que le capitule y est bisexué ou unisexué avec diœcie, on peut ici, comme on l'a fait pour plusieurs des genres de la famille des Balanophoracées, grouper les espèces en deux sections, savoir : Euthonningie (*Euthonningia*), à capitule bisexué, avec une seule espèce, et Dithonningie (*Dithonningia*), à capitule unisexué et dioïque, avec deux espèces. D'où :

THONNINGIA. Capitule.......	bisexué. EUTHONNINGIA........	*Th. sessilis.*
	unisexué dioïque. DITHONNINGIA.	*Th. sanguinea.* *Th. malagasica.*

A l'aide des échantillons des deux sexes récoltés à Madagascar, les mâles par M. Humblot (n° 512) en 1883, les femelles par M. Baron (n° 6059) en 1896, que j'ai trouvés dans l'Herbier du Muséum, pour la Th. malgache, de ceux que M. Lecomte, alors mon élève, aujourd'hui mon collègue, a rapportés du Congo français en 1894, pour la Th. sessile, et de ceux que M. Chevalier, naguère aussi mon élève, devenu maintenant l'intrépide botaniste-explorateur que tout le monde connaît, a récoltés au Congo français, en 1902 et 1904, pour la Th. sanguine, j'ai pu faire de ce genre, depuis le tubercule primitif jusqu'aux fleurs et aux fruits, une étude complète, dont je résume ici les principaux résultats.

4. *Conformation externe.* — Inséré en un seul point sur la racine nourricière, le rhizome se réduit à un tubercule entier, ovoïde, à surface inégale, ridée et crevassée, entièrement dépourvu de feuilles, parfois gros comme le poing, parfois plus petit, ne mesurant que 3 centimètres de long, sur $2^{cm},5$ de large. En un ou plusieurs points, il produit par voie endogène un cordon cylindrique, souterrain comme lui et rampant horizontalement au loin dans la couche superficielle du sol. Ces

cordons çà et là, mais assez rarement, ramifiés, couverts de poils et dépourvus de feuilles, mesurent 3, 5 et jusqu'à 8 millimètres d'épaisseur et atteignent jusqu'à 5 décimètres et plus de longueur. Leur extrémité jeune et en voie de croissance se montre revêtue d'une coiffe très nette. La présence de cette coiffe, jointe à leur origine endogène, suffit déjà à prouver que ces cordons sont ici, non pas de simples branches du rhizome, comme chez la Langsdorfie, mais bien des racines adventives issues de lui. Leur structure est aussi, comme on le verra bientôt, celle d'une racine et non d'une tige.

Çà et là, ces cordons rencontrent d'autres racines nourricières et s'y fixent par un suçoir secondaire, en se bornant à se renfler quelque peu autour de chaque nouvelle insertion. La racine nourricière peut alors, comme chez la Langsdorfie, paraître insérée sur le cordon et lui appartenir en propre. Enfin, quand au cours de leur reptation dans le sol, deux de ces cordons viennent à se toucher, ils s'envoient l'un vers l'autre deux larges protubérances, qui s'unissent bout à bout et se greffent l'une sur l'autre. On reviendra plus loin sur ces divers points.

Ainsi constituées, ces longues racines, tandis qu'elles continuent à croître par le sommet, produisent bientôt latéralement, en ordre distique, tantôt rapprochés, tantôt à d'assez longs intervalles, des bourgeons endogènes, qui se développent en autant de rameaux feuillés et florifères, très courts dans la Th. malgache et la T. sessile, qui se ressemblent beaucoup sous ce rapport, plus allongés dans la Th. sanguine, où ils mesurent 6 à 10 centimètres. Entourés à la base d'une collerette déchirée, ils émergent, colorés en rouge, à la surface du sol, où ils épanouissent leurs fleurs. Plus petites à la base, plus grandes au milieu, plus petites de nouveau sous le réceptacle, les feuilles écailleuses qu'ils portent sur leurs flancs sont isolées, libres, étroites, dures et pointues, très serrées tout du long et imbriquées en haut, autour du réceptacle, en forme d'involucre. L'inflorescence qui les termine, bisexuée dan la Th. sessile, unisexuée avec diœcie dans les deux autres espèces, est un capitule en forme de cône très surbaissé, presque hémisphérique, dans le groupe bisexué ou femelle, une ombelle à large base en plateau dans le groupe mâle.

5. *Structure du rhizome.* — Dans le tubercule, qui constitue ici à lui seul le rhizome, pratiquons les sections nécessaires à un centimètre de sa base d'insertion, où il mesure 2^{cm},5 de diamètre.

L'épiderme y est presque partout exfolié; là où il en subsiste quelque lambeau, on voit qu'il était muni de poils bicellulaires, semblables à ceux du rhizome de la Langsdorfie. Les assises périphériques de l'écorce ont lignifié fortement, sans les épaissir, les membranes de leurs cellules et forment ainsi une couche protectrice inégale et crevassée. Au-dessous, l'écorce s'étend sans discontinuité jusqu'au centre, composée principalement de cellules à membranes minces et cellulosiques, contenant de la balanophorine, mais renfermant aussi des paquets arrondis, des nodules de cellules scléreuses, plus nombreux, plus serrés et plus gros vers la périphérie, plus rares, plus espacés et plus petits vers le centre. Dans cette écorce se voient, disséminés en grand nombre dans toute son épaisseur et jusqu'au voisinage de la périphérie, des cordons d'inégale grosseur, les uns cylindriques de 1 à 2 millimètres de diamètre, les autres étalés tangentiellement en rubans de 2 à 4 millimètres de largeur, parce qu'ils sont en voie de division latérale.

Sous l'assise la plus interne de l'écorce, qui lui forme un endoderme particulier, chacun d'eux commence par une couche épaisse de six à huit assises de grandes cellules à parois minces, sans balanophorine : c'est le péricycle. Tandis que les externes conservent leurs membranes cellulosiques, les deux assises internes les lignifient fortement; dans celle du dehors, les cellules sont plates ; dans celle du dedans, elles sont allongées radialement, point sur lequel on reviendra tout à l'heure. Au-dessous s'étend un anneau mince, formé de tubes criblés, mêlés de parenchyme sans balanophorine, mais contenant, isolées et équidistantes sur un seul cercle, de grandes cellules, superposées en files longitudinales, pleines d'une matière colorante jaune rougeâtre, en un mot, sécrétrices : c'est le liber. Au centre est un massif composé de vaisseaux rayés étroits, et de larges cellules sécrétrices à très gros noyaux, superposées en files isolées : c'est le bois. A la limite de l'anneau libérien et du massif ligneux, on voit, surtout dans les cordons les plus gros, une couche de cellules disposées à la fois en séries radiales et en

assises concentriques, qui différencie ses éléments en liber secondaire vers l'extérieur, en bois secondaire vers l'intérieur : c'est un début de pachyte.

En somme, chacun de ces cordons est donc une stèle, sans moelle, ni rayons primaires, mais pouvant commencer du moins à s'épaissir par un pachyte.

Entre ces stèles, l'écorce renferme, diversement orientés, quelques faisceaux cribrovasculaires à vaisseaux spiralés, d'origine corticale, qui s'établissent en connexion avec elles de la même manière que chez la Langsdorfie. En effet, la couche externe cellulosique du péricycle renferme, ici aussi, équidistants sur un seul cercle, un certain nombre de paquets de vaisseaux étroits, spiralés ou réticulés, souvent étalés tangentiellement. Ce sont ces fascicules vasculaires péricycliques qui s'échappent de la stèle et, s'adjoignant un paquet de tubes criblés nouvellement formé, constituent au dehors les faisceaux cribrovasculaires corticaux.

Au niveau considéré, le tubercule de la Thonningie a donc la même structure que celui de la Langsdorfie, polystélique avec faisceaux cribrovasculaires corticaux, et la connexion entre les stèles et les faisceaux s'y établit de la même manière. Chaque stèle y a aussi la même structure, avec files isolées de larges cellules sécrétrices à la fois dans le liber et dans le bois primaires. Il y a toutefois quelques différences.

D'abord, le péricycle a ici deux assises internes lignifiées et non une seule. Ensuite, on y voit, à partir d'un certain âge, les cellules de l'assise la plus interne, déjà allongées suivant le rayon, comme il a été dit plus haut (p. 235), s'accroître davantage vers l'intérieur en se séparant l'une de l'autre, d'abord en forme de papilles, puis de tubes rayonnants. Elles s'introduisent ainsi dans l'anneau libérien, qu'elles digèrent et font disparaître tout entier, à l'exception de ses grandes cellules sécrétrices, et ne s'arrêtent qu'après s'être établies en contact intime avec le massif ligneux, où elles ne pénètrent pas. Dans une pareille stèle âgée, il ne reste donc plus du liber primitif que les grandes cellules jaunes, et tout y est lignifié, à l'exception de la couche périphérique externe, renfermant les faisceaux vasculaires surnuméraires. Il y a là toute une série

d'erreurs à éviter. Les tubes qui rayonnent ainsi de la face interne du péricycle correspondent évidemment à ceux que l'on a rencontrés déjà, à divers degrés de développement, dans les stèles des divers genres de la famille des Balanophoracées et dans celles de la Langsdorfie. Ils sont seulement plus serrés ici, plus nombreux et leur action digestive sur le liber qu'ils traversent en est rendue plus complète.

Du niveau considéré, descendons maintenant dans le tubercule jusqu'à son insertion. Nous verrons les stèles se réunir progressivement en diminuant de nombre, se réduire enfin à quatre, à deux, puis à une seule axile dans le suçoir lui-même. En même temps, les faisceaux cribrovasculaires corticaux disparaissent en s'unissant aux stèles, comme il a été dit. Le rhizome est donc monostélique tout au début, et c'est par une prompte ramification de la stèle primitive et par une prompte émission dans l'écorce de ses faisceaux vasculaires péricycliques, qu'il devient de très bonne heure polystélique, avec faisceaux cribrovasculaires corticaux.

Si maintenant, du niveau considéré tout d'abord, on remonte, au contraire, dans le tubercule, on voit que la structure s'y conserve sans changement important jusqu'à une petite distance de l'insertion des cordons cylindriques endogènes et gemmipares, insertion sur laquelle on reviendra plus loin. La polystélie du rhizome persiste donc ici dans toute son étendue, comme dans les Balanophoracées; elle ne cesse pas à une certaine distance de son insertion, comme dans la Langsdorfie.

6. *Opinion ancienne sur la structure du tubercule.* — M. Lecomte est le premier observateur qui ait eu à sa disposition le tubercule primitif, c'est-à-dire pour nous le rhizome tout entier d'une Thonningie, avec son insertion sur la racine nourricière. Il n'en a étudié que très imparfaitement la structure, en 1896, sur les échantillons de la Th. sessile récoltés par lui au Congo français en 1894, comme il a été dit plus haut (p. 232) (1). Pour lui, les cordons rameux qui en traversent la substance sont, en effet, des ramifications de la racine nourricière dans le corps du parasite. « On peut dire, ajoute-t-il, que le renflement tuberculeux doit

(1) *Loc. cit.*, p. 229, pl. I, fig. 1, 1896.

se développer autour des dernières ramifications d'une racine d'arbre ; celle-ci continue ensuite de grossir dans la partie de sa longueur qui est en dehors du tubercule, tandis que la portion englobée reste à peu près stationnaire. C'est ce qu'on peut voir facilement par la figure 1, qui représente la section longitudinale d'un de ces renflements tuberculeux » (p. 229).

Sans s'en douter assurément, car il ne paraît pas avoir connu l'existence de la controverse, M. Lecomte s'est trouvé ainsi adopter purement et simplement l'opinion du « corps intermédiaire » de Blume et de Unger, soutenue par Gœppert en 1841 et admise depuis par tous les botanistes, tant pour la Langsdorfie que pour les Balanophoracées, comme on l'a vu plus haut. Encore est-il allé dans cette manière de voir plus loin qu'aucun de ses devanciers, car il considère le système de ramifications de la racine nourricière comme antérieur, comme préexistant à la formation du tubercule qui l'englobe, tandis que tous les auteurs précédents le regardaient comme résultant de la première action du parasite et contemporain de son développement. Le phénomène de la polystélie, bien qu'introduit dans la Science longtemps avant la publication de son travail, lui a donc complètement échappé dans ce rhizome, qui en est pourtant une des plus belles manifestations.

Il n'a pas aperçu davantage, ni les faisceaux cribrovasculaires du parenchyme interposé, ni leurs connexions avec les stèles, de sorte que, d'après lui, le tubercule ne posséderait en propre aucun système vasculaire. Naturellement, il n'a pas vu non plus ni les grandes cellules sécrétrices à matière jaune rougeâtre contenues dans le liber, ni les files de larges cellules sécrétrices renfermées dans le bois primaire de chacune des stèles. C'est pourtant à la substance sécrétée par ces cellules et non, comme il le fait, à la balanophorine incolore de l'écorce interposée, qu'il faut probablement attribuer la propriété de guérir les maux de tête que possède ce rhizome. « Les noirs du pays Loango, dit-il, utilisent ces renflements tuberculeux contre les maux de tête et le mode d'emploi mérite d'être mentionné. Le féticheur mâche la substance rouge brunâtre du tubercule, puis, la mastication arrivée à point, il se place devant la personne malade et lui crache à la figure la substance ainsi divisée,

de façon à recouvrir la face d'un enduit rougeâtre, que le malade doit conserver jusqu'à complète guérison » (p. 230, en note).

7. *Structure du cordon cylindrique, qui est ici une racine adventive gemmipare.* — Le cordon cylindrique émané du tubercule par voie endogène possède la même structure dans les trois espèces du genre, comme j'ai pu m'en assurer. Cette structure demeure aussi la même dans toute sa longueur, mais il faut mettre à part, pour les étudier ensuite séparément, sa base, son sommet, les insertions latérales sur lui des rameaux endogènes feuillés et florifères, ses propres insertions également latérales sur d'autres racines nourricières, quand il en possède, enfin ses greffes latérales avec d'autres cordons cylindriques, quand il en présente. Considérons d'abord sa structure normale, telle qu'on l'observe tout du long, à distance de ces divers points, pour le moment réservés.

Sur la section transversale, on y distingue tout de suite trois régions : un épiderme, une épaisse écorce annulaire et une large stèle axile. L'épiderme prolonge la plupart de ses cellules en poils simples et unicellulaires, à membrane mince, mais de très bonne heure lignifiée, toute hérissée de cils très courts demeurés cellulosiques. Par l'absence de cloison transverse, ils diffèrent des poils bicellulaires du tubercule. L'écorce est formée de cellules polyédriques à membranes minces et cellulosiques, contenant de la balanophorine; son assise le plus interne, qui est l'endoderme, a ses cellules aplaties, mais dépourvues de cadres subérisés ou lignifiés. Elle renferme un grand nombre de paquets de cellules scléreuses, plus ou moins allongés en faisceaux, ou plus ou moins raccourcis en nodules, plus minces en dehors, plus gros en dedans, dont les cellules externes sont épaissies en forme d'U ouvert en dehors. Elle contient aussi, vers le milieu de son épaisseur, disposés en un seul cercle au nombre d'une dizaine, des faisceaux cribrovasculaires inversement orientés, c'est-à-dire tournant leurs tubes criblés en dedans, leurs vaisseaux en dehors.

La stèle a, en section transversale, la forme d'un rectangle, orienté de manière que les deux grands côtés sont situés en haut et en bas, et les petits latéraux dans le cordon horizontal.

Elle commence par un péricycle formé de cellules à parois minces et cellulosiques, mais sans balanophorine, par où il se distingue aussitôt de l'écorce qui l'entoure. Au milieu de chaque petit côté du rectangle, c'est-à-dire latéralement, se trouve un faisceau formé exclusivement de vaisseaux accolés, tous étroits et sensiblement de même calibre, allongé suivant le rayon, à section triangulaire, tournant son sommet en dehors, sa base en dedans, à développement centripète : c'est un faisceau ligneux ; en dehors de lui, le péricycle est épais et compte huit à dix assises cellulaires. Au milieu de chaque grand côté, c'est-à-dire en haut et en bas, s'étale en forme d'arc un large et mince faisceau, formé d'un mélange de tubes criblés et de cellules de parenchyme, à développement également centripète : c'est un faisceau libérien ; en dehors de lui, le péricycle est mince et se réduit à une ou deux assises cellulaires. Entre ces quatre faisceaux, se trouve une large moelle, dont la région centrale différencie deux gros faisceaux scléreux superposés aux deux faisceaux ligneux, souvent réunis au centre en une épaisse lame scléreuse, dirigée suivant le grand axe du rectangle.

Dans la région périphérique de la moelle, demeurée parenchymateuse, se différencie, de bonne heure aussi, en dedans de chacun des bords des deux larges faisceaux libériens, un massif de vaisseaux à développement centrifuge, primaires encore, mais formés après les faisceaux centripètes, auxquels ils ressemblent par leur calibre et par leur sculpture ; ce sont des vaisseaux surnuméraires médullaires, ce que j'ai nommé aussi autrefois du métaxylème. Avec le bord de l'arc libérien primitif qui le recouvre, ce faisceau de métaxylème paraît constituer un faisceau libéroligneux, semblable à ceux d'une tige. D'autant plus qu'il s'établit bientôt, entre ses deux parties, un arc générateur, qui forme un peu de liber secondaire en dehors, contre le liber primaire, un peu de bois secondaire en dedans, contre le métaxylème. Rien de semblable ne se fait dans la zone périphérique de la moelle, en dedans du milieu, bientôt écrasé, des arcs libériens primitifs, de sorte que les quatre faisceaux libéroligneux, ainsi constitués aux quatre angles du rectangle, sont et demeurent fortement séparés par autant de larges rayons, deux exclusivement parenchymateux, correspondant aux grands

côtés, les deux autres, occupés par les faisceaux ligneux, correspondant aux petits côtés. Plus tard, il se différencie dans l'épaisseur du péricycle, en dehors de la pointe de chacun des deux faisceaux ligneux, un faisceau de sclérenchyme, semblable à ceux de l'écorce et de la moelle.

La structure du cordon cylindrique ainsi constitué est évidemment celle d'une racine, non d'une tige. Mais c'est celle d'une racine très remarquable entre toutes. Le cercle des faisceaux cribrovasculaires corticaux inverses, notamment, est un caractère nouveau, qui ne s'est encore rencontré, à ma connaissance, dans aucune autre racine étudiée jusqu'à présent, et qui par là intéresse la Science générale.

L'étude de la région terminale jeune du cordon, poussée jusqu'au sommet même, va confirmer cette conclusion.

Considérée à un centimètre du sommet, la structure est déjà telle qu'on vient de la décrire, à cette différence près que les faisceaux cribrovasculaires inverses de l'écorce sont réduits à la fois en nombre, il n'y en a plus que quatre à six, et en grosseur, ils n'ont plus que quelques vaisseaux et quelques tubes criblés. A mesure qu'on s'approche de l'extrémité, on voit l'épiderme, ayant déjà lignifié la membrane de ses cellules sans les avoir encore prolongées en poils, être recouvert d'abord par une, puis par deux, trois et un nombre de plus en plus grand d'assises cellulaires, à membranes minces et lignifiées, qui constituent une coiffe de plus en plus épaisse. Ce que nous avons appelé jusqu'ici l'épiderme n'est donc que l'assise la plus interne d'un épiderme composé, qui, après l'exfoliation successive des assises externes formant la coiffe, persiste à la surface de l'écorce et devient l'assise pilifère. Cela, comme dans toutes les racines des plantes climacorhizes. C'est seulement très près du sommet que les faisceaux cribrovasculaires corticaux disparaissent complètement, que les faisceaux scléreux de l'écorce et de la moelle perdent leurs épaississements en se réduisant à des groupes de grandes cellules à membranes minces mais déjà lignifiées, et que cessent aussi les quatre faisceaux de métaxylème de la stèle, en laissant celle-ci formée de deux étroits faisceaux ligneux, alternes avec deux larges faisceaux libériens, autour d'une moelle parenchymateuse. D'où

la preuve que la croissance terminale du cordon est très lente et sa différenciation très précoce.

Les sections longitudinales de l'extrémité, tout en confirmant ce qui vient d'être dit d'après la série des coupes transversales, montrent plus clairement le mode d'épaississement de l'épiderme et d'exfoliation de la coiffe. On y voit, en effet, à mesure qu'on s'approche du sommet, l'assise la plus interne de l'épiderme se dédoubler progressivement vers l'extérieur, de manière à avoir, au sommet même, une dizaine d'assises. On voit aussi ces diverses assises se détacher progressivement une à une de dehors en dedans, en laissant chaque fois un cran bientôt effacé, de manière à mettre à nu de bas en haut l'assise la plus interne, qui demeure adhérente à l'écorce, se lignifie, prolonge ses cellules d'abord en papilles, puis en poils et devient ainsi l'assise pilifère, considérée d'abord tout à l'heure comme étant l'épiderme tout entier.

C'est ici le moment de tirer de cette série d'observations tout l'enseignement qu'elle comporte au sujet de la place à attribuer au genre Thonningie, et par conséquent à l'alliance tout entière des Balanophorales, dans la classification des Stigmatées. Il faut bien avouer, en effet, que si tous les botanistes s'accordent à ranger ces plantes dans la classe des Dicotyles, c'est jusqu'à présent par pure convention et sans aucune preuve à l'appui. L'embryon, en effet, y est réduit à une tigelle, elle-même rudimentaire, et sans trace de cotyles. D'autre part, ni dans la structure du corps végétatif, ni dans l'organisation florale, telles du moins qu'on les connaissait jusqu'à présent, on ne pouvait tirer un seul argument de nature à les faire classer plutôt dans les Dicotyles que dans les Monocotyles. En montrant que les stèles du rhizome peuvent s'épaissir à l'aide d'un pachyte normal, c'est-à-dire situé entre le liber et le bois, le travail actuel a fourni un premier argument en faveur de la première de ces deux classes, puisqu'un tel pachyte est inconnu jusqu'ici dans la seconde. Tel qu'on vient de le faire connaître, le mode d'exfoliation de la coiffe au sommet de la racine et la nature épidermique de l'assise pilifère qui en résulte en apportent un second, encore plus décisif, en démontrant que ces plantes sont des Climacorhizes, non des Liorhizes, et doivent par conséquent prendre

place dans la classe des Dicotyles, qui sont toutes, comme on sait, et qui sont seules, des Climacorhizes. La découverte d'une racine dans ce groupe, qui passait pour en être complètement dépourvu, prend ainsi un intérêt inattendu, en permettant de justifier la place attribuée jusqu'ici arbitrairement à ces plantes dans la classe des Dicotyles.

Considérons maintenant notre racine, non plus tout du long ou au sommet, mais à sa base, c'est-à-dire à son insertion sur le rhizome d'où elle procède.

Étudiée immédiatement au-dessus du bourrelet qui en entoure la base, la racine offre encore la structure constatée plus haut dans toute sa longueur. Coupée transversalemsnt au-dessous du bourrelet, à l'intérieur du tubercule, elle la conserve encore, avec cette différence que, dans la stèle, les faisceaux de métaxylème forment au bord interne de l'arc libérien quatre groupes rapprochés et non pas deux seulement très éloignés, et que, dans l'écorce, les faisceaux cribrovasculaires inverses sont plus volumineux. Mais ici, il n'y a pas d'épiderme, l'écorce de la racine est continue avec celle du tubercule et le tout est entouré par un cercle de stèles, conformées comme il a été dit plus haut. Ces stèles passent toutes dans le bourrelet annulaire qui enveloppe la base libre de la racine et s'y terminent brusquement. Elles se comportent donc dans le bourrelet, vis-à-vis de la racine endogène, comme celles des Balanophoracées dans la volve, vis-à-vis du rameau feuillé également endogène. Et l'on voit qu'ici la racine naît aussi profondément dans le rhizome que le rameau feuillé chez les Balanophoracées. Je n'ai pas pu suivre la racine assez profondément dans le tubercule pour voir sa stèle s'insérer, comme il est probable, sur quelqu'une des stèles de ce rhizome, dans le péricycle de laquelle elle prend sans doute son origine, conformément à la règle générale dans les tiges polystéliques.

Comme on l'a vu plus haut (p. 234), lorsque l'un de ces cordons cylindriques, que l'on sait maintenant être des racines adventives, vient à rencontrer dans le sol la racine d'un arbre nourricier, elle s'y attache en y enfonçant un suçoir exogène, qui est une émergence, et en même temps se renfle un peu en arrière, en avant et tout autour du point d'insertion, creusé en

ombilic. Telle qu'on vient de la décrire, la structure de la racine s'en trouve-t-elle modifiée, et comment? C'est ce que montre la série des coupes transversales et longitudinales, pratiquée dans cette région.

Dans l'écorce renflée de la racine, on voit rayonner autour du point d'insertion un certain nombre de stèles en voie de ramification, constituées exactement comme celles du tubercule et s'établissant, comme celles-ci, en connexion avec les faisceaux cribrovasculaires inverses de l'écorce, par l'intermédiaire des fascicules vasculaires de leur péricycle, mais demeurant sans aucun lien avec la stèle de la racine, qui reste telle quelle, sans aucun changement. En se rapprochant de l'insertion, elles s'unissent progressivement en une seule dans l'axe du suçoir: en s'en éloignant, après avoir prolongé un peu leurs branches atténuées, elles les terminent brusquement. A chaque insertion nouvelle, il se forme donc ici, dans l'écorce de la racine, un système stélique local, composé, chose remarquable, de stèles de tige et non de stèles de racine, tout pareil à celui qui, à chaque insertion secondaire, s'établit, comme on l'a vu (p. 222), dans l'écorce de la tige chez la Langsdorfie.

Il y a là un fait nouveau, qui montre clairement, d'abord qu'il existe une étroite relation, déjà constatée chez la Langsdorfie, entre la polystélie et le mode de nutrition, ensuite que cette relation est indépendante de la nature, c'est-à-dire de la valeur morphologique, du membre nourri. On pourrait se laisser aller à dire qu'à chaque insertion nouvelle, la racine de la Thonningie devient localement *polystélique* ; l'expression ne serait pourtant pas correcte, puisque les stèles surajoutées ne ressemblent même pas à la sienne propre et n'ont rien à faire avec elle. De racine véritablement polystélique, on n'en connaît pas d'exemple jusqu'à présent ; car on sait bien que les tubercules radicaux des Orchides, par exemple, avec leurs multiples stèles dans une écorce commune, sont composés d'autant de racines indépendantes, nées côte à côte sur le bourgeon d'origine, et concrescentes par leurs écorces, en un mot, sont des fasciations de racines. On dira, si l'on veut, qu'autour de chaque insertion secondaire la racine des Thonningies est *affectée de polystélie locale*.

Enfin, lorsque, au cours de leur reptation horizontale dans le sol, deux de ces racines adventives viennent à se toucher par leurs flancs, elles émettent l'une vers l'autre, comme il a été dit plus haut (p. 100), deux protubérances exogènes aussi larges qu'elles, qui sont des émergences ; ces protubérances se pressent, se soudent sans se pénétrer et les deux racines se trouvent ainsi greffées par approche. Il peut se faire deux ou trois de ces greffes superposées, en des points très rapprochés, parfois même en contact. Que se passe-t-il alors à l'intérieur ? C'est ce qu'apprend la série des coupes transversales et longitudinales de l'ensemble ainsi constitué.

On voit que, dans la zone périphérique de la branche d'union, les deux écorces demeurent séparées par une ligne de suture en zigzag très nette, tandis que, dans la région centrale, il y a en fusion des tissus et différenciation d'un gros cordon vasculaire transversal unissant les deux stèles. Ce cordon ne s'attache pas sur les deux stèles au milieu des deux petits côtés en regard, c'est-à-dire sur les deux faisceaux ligneux centripètes, qui demeurent sans changement ; c'est déjà la preuve que les deux protubérances ne sont pas des radicelles. Il se bifurque de chaque côté et ses deux branches vont s'insérer à droite et à gauche sur les faisceaux de métaxylème, qui occupent les angles du rectangle sous les cornes des arcs libériens, comme il a été dit plus haut (p. 240). C'est donc, en somme, par des vaisseaux surnuméraires, ou si l'on veut par du métaxylème, que s'opère l'union vasculaire des deux racines greffées : vaisseaux médullaires longitudinaux, déjà normalement établis dans la stèle et vaisseaux corticaux transversaux accidentellement différenciés dans l'axe des deux émergences soudées. Il n'y a donc ici aucune trace de polystélie et cette greffe réciproque des deux racines de la même plante ne ressemble en rien à l'insertion latérale d'une racine de cette plante sur la racine d'un arbre nourricier.

8. *Opinion des auteurs précédents sur la structure des cordons cylindriques, regardés par eux comme des branches du rhizome.* — La structure des cordons cylindriques gemmipares des Thonningies a été étudiée pour la première fois, en 1886, par M. Fawcett

dans la Th. malgache, et plus tard, en 1896, par M. Lecomte dans la Th. sessile, deux espèces où elle se comporte de la même manière.

M. Fawcett a bien vu les poils de l'épiderme, à membrane hérissée de fins granules ; mais il n'en a pas signalé la précoce lignification et il les a décrits comme bicellulaires, alors qu'ils ne sont pas cloisonnés. Il y a bien vu aussi les faisceaux scléreux du parenchyme, dont un axile, à section elliptique, plus gros que tous les autres, ainsi que les faiseaux cribrovasculaires, disposés en deux cercles, l'externe où ils sont inverses, l'interne où ils se réduisent à quatre et où ils sont directs (1).

M. Lecomte, qui ne parle pas de l'épiderme, a vu aussi les faisceaux scléreux et les deux cercles de faisceaux cribrovasculaires, inverses dans l'externe, directs dans l'interne, mais c'est à tort qu'il attribue à ce dernier cinq ou six faisceaux « à peu près complètement fusionnés en un anneau » (2).

Ni l'un ni l'autre n'a remarqué, ni les deux faisceaux ligneux centripètes des petits côtés du rectangle central, ni les deux arcs libériens qui relient deux à deux les groupes criblés des quatre faisceaux cribrovasculaires directs sur les grands côtés, ni la moelle interne, ni le péricycle et l'endoderme qui enveloppent le tout : en un mot, la stèle centrale leur a, comme telle, complètement échappé. Aussi ne leur est-il venu, et n'a-t-il pas pu leur venir aucun doute sur la nature caulinaire du cordon cylindrique, assimilé explicitement par M. Fawcett à celui de de la Langsdorfie. A quel point cette opinion est erronée, c'est ce que, par tout ce qui précède, on sait bien maintenant.

9. *Origine et structure du rameau endogène, feuillé et florifère.* — Les bourgeons endogènes, destinés à devenir des rameaux feuillés et florifères, naissent dans cette racine de très bonne heure, c'est-à-dire très près du sommet en voie de croissance. Ils y prennent naissance profondément, dans le péricycle de la stèle, entre les deux faisceaux ligneux centripètes et les bords des deux faisceaux libériens occupés par les quatre faisceaux de métaxylème, en quatre séries longitudinales, par conséquent,

(1) *Loc. cit.*, p. 240, pl. XXXV, fig. 2 et 3, 1886.
(2) *Loc. cit.*, p. 230, pl. I, fig. 6, 1896.

rapprochées deux par deux sur les flancs de la racine mère horizontale, en un mot, conformément à la règle générale qui régit, comme on sait, la formation des bourgeons endogènes sur les racines binaires des Phanérogames (1). Comme il n'en naît qu'un à chaque niveau et qu'ils sont assez espacés en longueur, ils paraissent ne former que deux rangées latérales.

Le mamelon issu du péricycle s'avance dans l'écorce, encore dépourvue de faisceaux scléreux à ce niveau, et, tout en se couvrant de protubérances qui sont les feuilles futures, la digère progressivement pour paraître au dehors. Les vaisseaux du rameau s'insèrent, à sa base, à la fois d'un côté sur le faisceau ligneux centripète de la racine, de l'autre sur le faisceau de métaxylème centrifuge, tandis que ses tubes criblés ne s'attachent que d'un côté sur le bord correspondant du large faisceau libérien. Les uns et les autres demeurent sans connexion avec les faisceaux cribrovasculaires inverses de l'écorce de la racine. L'écorce ainsi traversée forme autour de la base du rameau un bourrelet annulaire, correspondant à la volve des Balanophoracées et de la Langsdorfie, mais de nature très différente, renfermant les groupes scléreux et les faisceaux cribrovasculaires inverses, interrompus par la sortie.

La section transversale du rameau entièrement développé, pratiquée à sa base, au-dessus du bourrelet, mais au-dessous des premières feuilles, montre, sous un épiderme lignifié, à poils bicellulaires comme ceux du tubercule, une écorce continue jusqu'au centre, dont l'assise externe a épaissi fortement et lignifié toutes ses membranes, et qui contient, en outre, mais seulement dans sa zone externe, des cellules scléreuses isolées. Elle renferme un grand nombre de faisceaux cribrovasculaires, disséminés à partir d'une certaine profondeur, la plupart orientés directement, c'est-à-dire avec tubes criblés en dehors et vaisseaux en dedans, beaucoup, les plus externes surtout, en voie de division latérale. Cette structure persiste dans toute la longueur du rameau, qui mesure jusqu'à 8 et 10 centimètres dans la Th. sanguine, mais qui demeure

(1) Voy. à ce sujet: Ph. van Tieghem, *Disposition quadrisériée des bourgeons sur les racines binaires des Phanérogames* (*Bull. de la Soc. bot. de France*, XXXIV, p. 49, 1887).

très court dans les deux autres espèces, en envoyant des branches cribrovasculaires aux feuilles successives, une pour chaque feuille, jusqu'à la base du capitule floral.

10. *Structure de la feuille.* — La feuille a un épiderme glabre, à membranes faiblement épaissies en dehors et lignifiées, dépourvu de stomates sur les deux faces. L'écorce a son assise externe formée de cellules à membranes fortement épaissies et lignifiées ; pour le reste, elle est homogène et sans cellules scléreuses. L'exoderme scléreux est çà et là interrompu par une ou deux cellules à parois minces, places réservées pour les échanges gazeux, çà et là, au contraire, doublé par des cellules pareilles empruntées à la seconde assise, places plus fortement cuirassées. Suivant la ligne médiane, l'écorce renferme un seul faisceau cribrovasculaire, normalement orienté, qui, dans la Th. sanguine, a son paquet de vaisseaux surmonté d'un faisceau scléreux. La feuille est donc ici uninerve, et non plurinerve comme dans tous les genres précédents.

La structure du rameau florifère et des feuilles qu'il porte a déjà été signalée par M. Fawcett, en 1886, dans la Th. malgache (1). Il faut remarquer seulement que, dans la figure 6, les cellules scléreuses de la feuille sont représentées comme périphériques, comme appartenant donc à l'épiderme, tandis qu'elles sont en réalité, sous-épidermiques.

11. *Organisation florale.* — Suivant les espèces, l'inflorescence, toujours terminale et simple, offre deux modifications qui ont permis, comme on l'a vu plus haut (p. 233), de les grouper en deux sections. Dans la Th. sessile, type de la section Euthonningie, elle est bisexuée, à fleurs femelles sessiles sur un réceptacle hémisphérique, à fleurs mâles presque sessiles formant un mince anneau à la base de ce réceptacle; c'est donc tout du long un capitule. Dans les deux autres espèces, qui forment la section Dithonningie, elle est unisexuée avec diœcie : l'inflorescence femelle, puisque les fleurs y sont sessiles sur un réceptacle hémisphérique, y est encore un capitule ; mais l'in-

(1) *Loc. cit.*, p. 241, pl. XXXV, fig. 6, 1886.

florescence mâle, parce que les fleurs, beaucoup moins nombreuses, y sont pédicellées côte à côte sur un réceptacle plan, en forme de plateau, ou légèrement bombé, est en réalité une ombelle à large base. Comme dans la Langsdorfie, les fleurs mâles sont ici entremêlées d'appendices stériles, tandis que les fleurs femelles en sont dépourvues.

Très brièvement pédicellée dans la Th. sessile, plus longuement dans les deux autres espèces, la fleur mâle est normalement trimère et monopérianthée. Le calice a trois sépales égaux, dont un médian dorsal, libres, transparents et valvaires, réfléchis après l'épanouissement et sans faisceaux cribrovasculaires, ni cellules scléreuses. L'androcée a trois étamines episépales, munies chacune d'un faisceau cribrovasculaire, concrescentes tout du long par leurs faces ventrales en un synandre plein jusqu'au sommet des anthères, en forme de colonne. Chaque anthère porte deux paires de sacs polliniques allongés et droits, s'ouvrant par autant de fentes longitudinales, rapprochées deux par deux : le synandre a donc douze sacs polliniques côte à côte. Les grains de pollen sont faiblement triangulaires, à exine lisse avec trois pores. Dans la Th. malgache, le synandre ne dépasse que peu les sépales après l'épanouissement et les sacs polliniques n'en occupent que la moitié supérieure. Dans la Th. sessile, il les dépasse de plus de deux fois leur longueur et les sacs polliniques n'en recouvrent que le tiers supérieur. Dans la Th. sanguine, il les dépasse aussi de beaucoup, mais les sacs polliniques en occupent toute la longueur; en outre, les sépales y sont très étroits, pointus, espacés latéralement et les fleurs, parfois concrescentes deux par deux dans toute leur longueur, sont assez souvent tétramères.

Par cette conformation de l'androcée, les Thonningies diffèrent nettement de la Langsdorfie, où, comme on l'a vu (p. 226), les deux paires de sacs polliniques de chaque anthère confluent en fer à cheval au sommet et où la concrescence n'intéresse que les filets, laissant les anthères libres et par conséquent le synandre creux dans sa moitié supérieure.

Toujours sessile, entièrement dépourvue de faisceaux cribrovasculaires et serrée contre ses voisines, la fleur femelle a un périanthe simple, gamophylle, trilobé, concrescent avec le pistil

dans sa moitié inférieure, qui est plus étroite, libre et tubuleux dans sa moitié supérieure, qui est plus large, par conséquent plus fortement adhérente aux fleurs voisines et qui renferme de longues cellules scléreuses. Le pistil se réduit à un seul carpelle plein, concrescent avec le périanthe jusqu'à la base du style, ce qui en rend l'ovaire infère ; le style est simple, dépassant le périanthe dans les deux tiers de sa longueur, aminci au sommet et papilleux dans sa moitié supérieure, différenciée ainsi en un stigmate. Au centre de l'ovaire, se trouve une cellule beaucoup plus grande que les autres, fortement allongée suivant l'axe, ne renfermant d'abord qu'un seul noyau et entourée par six à huit assises de cellules ordinaires : c'est la macrodiode, ou cellule mère du prothalle femelle. Pour former celui-ci, les choses se passent suivant la règle ordinaire des Stigmatées, comme j'ai pu m'en assurer par l'étude des échantillons dans l'alcool de la Th. sessile, mis à ma disposition par M. Lecomte. Il se compose donc, en définitive, des sept cellules normales, savoir : en haut l'oosphère et les deux synergides, en bas les trois antipodes et au milieu la mésocyste, avec ses deux noyaux, dont je n'ai pas pu toutefois constater la fusion. Les choses étant ainsi, la formation de l'œuf y est nécessairement acrogame, comme chez la Langsdorfie.

12. *Opinions des auteurs précédents sur l'organisation florale.* — La conformation de la fleur mâle a été décrite en 1856 par M. J. Hooker dans la Th. sanguine, en 1886 par M. Fawcett dans la Th. malgache et en 1896 par M. Lecomte dans la Th. sessile.

M. J. Hooker représente la fleur mâle comme pédicellée, avec trois petits sépales, insérés à des hauteurs différentes et longuement dépassés par le synandre, qu'il regarde comme un périanthe rudimentaire. Il ne précise pas le nombre des sacs polliniques du synandre ; mais, à en juger par les cinq faisceaux cribrovasculaires qu'il renferme et par les vingt sacs polliniques qui le bordent, le synandre étudié et figuré par lui était composé de cinq étamines à quatre sacs chacune et provenait sans doute d'une fleur exceptionnellement pentamère (1).

M. Fawcett figure les trois sépales insérés à la même hauteur

(1) *Loc. cit.*, p. 43, pl. III, fig. 6 à 9, 1856.

et faiblement dépassés par un synandre formé de trois étamines, auquel il attribue, avec doute, il est vrai, quatre sacs polliniques par anthère (1).

Enfin, M. Lecomte paraît n'avoir étudié, dans la Th. sessile, que des fleurs mâles incomplètement développées. Il n'y a pas trouvé, en effet, trace de périanthe et les sacs polliniques, au nombre de 5 à 9, y étaient très régulièrement disposés sur le sommet du synandre aplati. La conclusion qu'il en tire est tout au moins singulière. « En somme, dit-il, on peut dire que chaque fleur mâle se trouve réduite ici à une seule feuille staminale, portant un assez grand nombre de sacs polliniques » (2).

La fleur femelle a été étudiée aussi, successivement dans chacune des trois espèces, par les trois auteurs précédents. Pour ce qui est du tube entourant la base du style, tandis que M. J. Hooker et M. Lecomte le tiennent, comme moi-même, pour un calice gamosépale concrescent avec l'ovaire, M. Fawcett n'y voit, à l'exemple de Eichler pour la Langsdorfie, comme il a été dit plus haut (p. 229), qu'un prolongement tubuleux du sommet de l'ovaire (3). Quant à l'ovaire lui-même, lorsque j'en ai fait connaître, dans ma Note préliminaire de 1896 (**32**, p. 308), la véritable et très simple structure dans ce genre, ce résultat se trouvait en complet désaccord avec l'opinion régnante au sujet des Balanophoracées, mais qui, pour la Thonningie, en particulier, en l'absence ici d'observations directes, dues à M. J. Hooker ou à Hofmeister, n'avait été formulée que par le seul M. Fawcett, en 1886. Pour lui, en effet, l'ovaire est creusé d'une loge et cette loge renferme un ovule orthotrope dressé, tout comme Eichler l'a décrit dans la Langsdorfie (4). Heureusement M. Lecomte, en publiant bientôt après le résultat de ses propres observations sur ce sujet, a confirmé pleinement les miennes, sans avoir pu suivre pourtant jusqu'au bout la formation du prothalle femelle dans la cellule centrale (5).

13. *Développement de la fleur femelle en fruit.* — N'ayant vu

(1) *Loc. cit.*, p. 242, pl. XXXVI, fig. 5 etc., 1886.
(2) *Loc. cit.*, p. 231, pl. I, fig. 4 et 5, 1896.
(3) *Loc. cit.*, p. 242, 1886.
(4) *Loc. cit.*, p. 243.
(5) *Loc. cit.*, p. 232, pl. I, fig. 9 et 10, 1896.

encore, dans ce genre, ni les grains de pollen germer sur le stigmate, ni le tube pollinique exercer son action sur l'oosphère et sur la mésocyste, on ignore la formation de l'œuf aux dépens de l'oosphère et celle du trophime aux dépens de la mésocyste. On n'y connaît pas davantage le développement de l'œuf en embryon, du trophime en albumen et de la fleur femelle en fruit. Ces trois points appellent donc de nouvelles recherches. Mais la conformation du fruit mûr y a été observée, d'abord par M. Fawcett, en 1886, dans la Th. malgache (1), puis par M. Lecomte, en 1896, dans la Th. sessile (2) et j'ai pu, sur l'une et l'autre espèce, confirmer l'exactitude de leurs résultats. J'ai pu aussi les retrouver dans la Th. sanguine, non étudiée jusqu'à présent sous ce rapport.

Parvenu à maturité, le fruit n'a et ne saurait avoir de graine, puisque la fleur dont il provient n'avait pas d'ovule : il est inséminé. Après la chute du style, il demeure couronné par le tube, maintenant brunâtre et oblitéré, du périanthe et se compose de trois parties, savoir : un péricarpe indéhiscent et le double produit du développement du prothalle femelle, c'est-à-dire un embryon et un albumen. Le péricarpe épaissit et lignifie, également sur toutes leurs faces, les membranes de ses assises internes, qui forment ainsi un noyau jaune, tandis que les assises externes gardent leurs parois minces et cellulosiques, et forment une sorte de pulpe fugace ; il est donc drupacé, comme dans la Langsdorfie, mais avec un noyau plus épais et plus dur. Situé dans la partie supérieure et complètement enveloppé par l'albumen, l'embryon est un corps ovoïde, formé d'un très grand nombre de petites cellules, mais homogène, réduit à une tigelle, sans radicule ni cotyles. L'albumen est constitué par des cellules plus grandes, riches en huile. On n'a pas jusqu'à présent observé la germination de ce fruit.

Comme il admet un ovule dans l'ovaire, M. Fawcett admet aussi une graine dans le fruit, graine qui en remplirait complètement le noyau. C'est une erreur à corriger dans sa description. A la suite de ma première publication, M. Lecomte a compris plus exactement les choses.

(1) *Loc. cit.*, p. 243, pl. XXXVI, fig. 1 et 2, 1886.
(2) *Loc. cit.*, p. 233, pl. I, fig. 11 et 12, 1896.

3. RÉSUMÉ POUR LA FAMILLE DES LANGSDORFIACÉES

Avec les deux tribus, les deux genres et les quatre espèces qui la composent pour le moment, la famille des Langsdorfiacées, telle qu'on l'a définie et limitée dans cet Ouvrage, forme un tout assez homogène, dont il faut maintenant résumer les principaux caractères.

1. *Corps végétatif et rameau florifère.* — Toujours dépourvu de feuilles et muni de poils, le rhizome, soit tout entier, soit tout au moins dans son tubercule primitif inséré sur la racine nourricière, a partout la même structure, qui est polystélique avec faisceaux cribrovasculaires et groupes scléreux corticaux. Lorsque le corps végétatif, en rampant dans le sol, vient à rencontrer quelque autre racine nourricière, il s'y fixe en y enfonçant un nouveau suçoir et prend, autour de chacune de ces insertions secondaires, une structure polystélique locale. Partout aussi la rameau endogène florifère est en même temps feuillé et offre une structure beaucoup plus simple, qui est astélique et sans groupes scléreux. Partout enfin la plante est dépourvue d'amidon, mais, par contre, abondamment munie d'une résine spéciale, la balanophorine.

Le corps végétatif y affecte pourtant deux degrés de différenciation, qui correspondent aux deux tribus. Tantôt le tubercule primitif s'allonge simplement et se ramifie par voie exogène en produisant à l'extrémité de chacune de ses branches un rameau endogène, feuillé et florifère. Le rhizome rampant ainsi développé demeure privé de racines et il est directement gemmipare ; le rameau florifère n'y est qu'une fois endogène. Ses feuilles sont plurinerves. C'est l'état le plus simple, réalisé chez les Langsdorfiées.

Tantôt le tubercule primitif ne s'allonge pas, mais produit par voie endogène de longues racines adventives monostéliques, à stèle binaire, à écorce pourvue de faisceaux cribrovasculaires inverses et de groupes scléreux, et ce sont ces racines qui donnent ensuite naissance sur leurs flancs aux rameaux endogènes, feuillés et florifères. Le rhizome n'est alors qu'indirectement gemmipare et le rameau florifère y est deux fois endogène. Ses feuilles sont uninerves. C'est l'état le plus compliqué,

réalisé chez les Thonningiées. C'est en même temps la première apparition de la racine dans l'alliance des Balanophorales.

2. *Organisation de la fleur et du fruit.* — Toujours terminale, simple et capituliforme, l'inflorescence est composée de fleurs unisexuées, les mâles comme les femelles dépourvues de bractées mères, mais les mâles entremêlées d'appendices stériles, qui sont probablement des fleurs femelles avortées, et qui manquent aux fleurs femelles.

La fleur mâle est toujours trimère et monopérianthée, à sépales égaux, libres et valvaires, à étamines épisépales concrescentes, tout au moins par leurs filets, en un synandre axile, portant sur chaque anthère une ou deux paires de sacs polliniques dorsaux, à déhiscence longitudinale.

La fleur femelle est aussi typiquement trimère et monopérianthée ; mais le calice y est gamosépale, tubuleux, trilobé et concrescent avec le pistil jusqu'à la base du style, ce qui rend l'ovaire infère ; mais surtout le pistil ne développe que l'un de ses trois carpelles typiques, sans doute l'épisépale médian dorsal. Ce carpelle unique est plein et différencie directement dans son écorce la macrodiode, c'est-à-dire la cellule mère du prothalle femelle. Il n'y a donc ici ni nucelle, ni ovule. Celle-ci produit l'oosphère à son extrémité supérieure et, en conséquence, demeure droite et allongée suivant l'axe, de façon que la formation normale de l'œuf aux dépens de l'oosphère et du trophime aux dépens de la mésocyste, bien que n'ayant pas encore pu être observée directement, est nécessairement acrogame.

Le développement ultérieur de l'œuf en embryon, du trophime en albumen et de la fleur femelle en fruit demande aussi à être suivi de près par de nouvelles recherches. Le fruit mûr est inséminé et indéhiscent ; le péricarpe s'y différenciant en deux couches, l'externe molle, l'interne scléreuse, c'est une sorte de caryopse drupacé. Il renferme un petit embryon sphérique ou ovoïde, multicellulaire, mais homogène, réduit à sa tigelle, enveloppé par un albumen oléagineux. On n'en connaît pas la germination.

Cette organisation florale ne subit dans la famille que très peu de variations. La plus importante, et qui s'ajoute à la

conformation différente du corps végétatif pour caractériser les deux tribus, est fournie par la fleur mâle, dont l'androcée a, chez les Langsdorfiées, ses anthères munies chacune d'une paire de sacs polliniques courbés en fer à cheval et libres au-dessus du synandre, qui est creux au sommet, tandis qu'il a, chez les Thonningiées, ses anthères munies chacune de deux paires de sacs polliniques droits et concrescentes comme les filets en un synandre, qui est plein jusqu'au sommet. En outre, le noyau de la drupe est très mince et papyracé dans le premier groupe, épais et ligneux dans le second. Enfin quelques variations moins importantes, intéressant soit la forme du rameau florifère, soit la répartition des fleurs unisexuées dans le même capitule ou dans des inflorescences différentes avec diœcie, permettent, comme on l'a vu dans le genre Thonningie, de caractériser les espèces et de les grouper en deux sections, ainsi qu'il a été fait chez nombre de genres dans la famille des Balanophoracées.

3. *Distribution géographique.* — Au point de vue de leur distribution géographique générale, les Langsdorfiacées croissent exclusivement en Amérique, à l'exception des Antilles, et en Afrique, en y joignant Madagascar. Les deux tribus sont, sous ce rapport, nettement localisées, les Langsdorfiées dans la première région, les Thonningiées dans la seconde.

4. *Lansgdorfiacées des colonies françaises.* — Le genre américain Langsdorfie n'a été observé jusqu'à présent ni dans aucune des Antilles, ni à la Guyane française. Par contre, le genre africain Thonningie a ses trois espèces dans nos colonies, savoir la Th. malgache à Madagascar, la Th. sanguine et la Th. sessile au Congo français.

III. Résumé pour l'alliance des BALANOPHORALES

Si maintenant, dans le résumé donné plus haut (p. 210) pour la famille des Balanophoracées et dans celui qu'on vient de tracer pour la famille des Langsdorfiacées, on relève toutes les parties communes, on retrouvera les caractères généraux de l'alliance des Balanophorales, et si l'on y note les parties différentes, on obtiendra les caractères différentiels des deux familles qui la composent.

Avec les deux familles, les quatre tribus, les sept genres et les cinquante-quatre espèces qui la composent pour le moment, l'alliance des Balanophorales forme un ensemble homogène.

Toujours dépourvu de feuilles, le rhizome offre partout la même structure compliquée, qui est polystélique avec faisceaux cribrovasculaires corticaux, ces derniers s'unissant aux stèles, mais seulement à leur péricycle, sans joindre leurs tubes criblés à ceux du liber, ni leurs vaisseaux à ceux du bois. Partout les stèles ont essentiellement la même structure, presque toujours sans moelle, ni rayons primaires, avec un épais péricycle dont les grandes cellules conservent leurs parois minces, mais les lignifient tout au moins dans l'assise interne, qui prolonge çà et là ses cellules vers l'intérieur, en forme de tubes rayonnants, avec un bois primaire formé de vaisseaux rayés étroits et de files isolées de larges cellules sécrétrices, et plus tard avec un pachyte plus ou moins développé. Partout aussi, les faisceaux cribrovasculaires corticaux ont la même disposition et la même structure, avec des vaisseaux différents de ceux des stèles.

Contrairement à l'opinion ancienne et encore régnante, cette structure appartient tout entière en propre au rhizome parasite ; la racine nourricière n'y est pour rien. En effet, d'abord il y a une différence profonde entre la structure de l'une quelconque des stèles du rhizome et celle de la racine qui le nourrit ; la première est une stèle de tige, non une stèle de racine, et en outre ses éléments constitutifs sont très différents de ceux de la seconde, quelle que soit celle-ci. Ensuite, la structure des stèles du rhizome demeure constante dans chaque espèce considérée, si variable que puisse être la nature de l'arbre qui la nourrit et, par suite, la structure de la racine hospitalière. Or, l'opinion régnante exigerait, d'abord, dans chaque exemplaire considéré, la complète identité de structure entre les stèles de son rhizome et celle de sa racine nourricière, ensuite le maintien de cette identité au milieu des grandes et nombreuses variations que subit cette dernière : deux conditions admises, il est vrai, par tous les auteurs, mais dont aucune n'est effectivement réalisée.

Partout aussi, le rameau florifère endogène a une structure beaucoup plus simple, qui est astélique et dont ce groupe de plantes offre le seul exemple actuellement connu.

Partout enfin, rhizome et rameau florifère ont leur écorce totalement dépourvue d'amidon, mais par contre abondamment munie d'une résine spéciale, la balanophorine.

Toujours terminale, simple et capituliforme, l'inflorescence est formée de fleurs unisexuées. La fleur mâle est toujours monopérianthée, à sépales libres et valvaires, à étamines isomères épisépales, concrescentes en un synandre à sacs polliniques dorsaux. La fleur femelle a son pistil réduit à un seul très petit carpelle, pourvu d'un style, dont l'ovaire est plein et différencie directement dans son écorce la macrodiode, c'est-à-dire la cellule mère du prothalle femelle ; il n'y a donc ici ni cavité ovarienne, ni nucelle, ni ovule.

Pour autant qu'on les y connaît, la formation de l'œuf aux dépens de l'oosphère et du trophime aux dépens de la mésocyste, ainsi que le développement de l'œuf en embryon et du trophime en albumen s'y opèrent suivant la règle générale des Stigmatées, réserve faite des cas exceptionnels d'apogamie, dont l'un des genres de ce groupe a offert jusqu'à présent deux exemples.

Le fruit mûr est inséminé et indéhiscent. C'est un caryopse, renfermant un petit embryon homogène, réduit à sa tigelle, sans radicule ni cotyles, enveloppé par un albumen oléagineux. On n'en connaît pas la germination.

Tel est le résumé des ressemblances ; voici maintenant celui des différences.

Dans les Balanophoracées, le rhizome ne s'insère qu'en un seul point sur la racine nourricière. L'épiderme y est dépourvu de poils et l'écorce de groupes scléreux. Il est polystélique dans toute son étendue, les stèles n'y prenant fin que tout au sommet, dans la volve. Les faisceaux cribrovasculaires corticaux s'établissent en connexion avec les stèles par leur moitié criblée seulement, qui rampe dans l'assise périphérique du péricycle, sans y pénétrer plus profondément.

Les fleurs mâles sont pourvues de bractées mères, mais non entremêlées d'appendices stériles. Les fleurs femelles sont dépourvues de bractées mères, mais entremêlées d'appendices stériles ; elles n'ont pas de périanthe. Dans leur unique carpelle, le prothalle femelle forme l'oosphère à son extrémité inférieure et se recourbe en conséquence vers le haut dans le

plan de symétrie, en forme d'U, au-devant du prothalle mâle, de sorte que la formation normale de l'œuf est nécessairement basigame. Le fruit, dont le sommet est nu, a son péricarpe tout entier scléreux; c'est un achaine inséminé. L'embryon y est paucicellulaire.

Dans les Langsdorfiacées, le rhizome lui-même, s'il est allongé et rameux, comme dans la Langsdorfie, ou quelqu'une des racines adventives qui en émanent, s'il se réduit au tubercule primitif, comme dans les Thonningies, se fixe çà et là sur d'autres racines nourricières ; autour de chaque nouvelle insertion, qu'il s'agisse du rhizome ou de la racine, il s'établit alors dans l'écorce une polystélie locale. Quant à la polystélie primitive, elle disparaît dans le rhizome rameux de la Langsdorfie à partir d'une certaine distance de la première insertion, tandis qu'elle s'étend à tout le tubercule, et ne cesse qu'à la base de la racine chez les Thonningies. Dans l'un et l'autre genre, le liber des stèles renferme des files isolées de larges cellules sécrétrices, pareilles à celles du bois primaire. Dans l'un et l'autre aussi, les faisceaux cribrovasculaires corticaux s'établissent en connexion avec les stèles par leur moitié vasculaire, qui pénètre dans l'épaisseur du péricycle, mais sans le traverser. Rhizome seul dans le premier genre, rhizome et racine dans le second, ont un épiderme muni de poils et une écorce pourvue de nombreux groupes scléreux, faisceaux ou nodules.

Les fleurs mâles sont dépourvues de bractées mères, mais entremêlées d'appendices stériles. Les fleurs femelles sont aussi sans bractées mères, mais non entremêlées d'appendices stériles. Elles ont un périanthe gamophylle concrescent avec le pistil jusqu'à la base du style, ce qui rend l'ovaire infère. Dans leur unique carpelle, le prothalle femelle forme l'oosphère à son extrémité supérieure et, en conséquence, demeure droit, de sorte que la formation normale de l'œuf est nécessairement acrogame. Le fruit, qui est surmonté du calice persistant, a son péricarpe scléreux dans sa couche interne, qui forme un noyau, mou dans sa couche externe, qui forme une pulpe : c'est une drupe inséminée. L'embryon y est multicellulaire.

Les deux familles constitutives de l'alliance se trouvent ainsi nettement définies et séparées. (*A suivre.*)

NOTE AJOUTÉE APRÈS L'IMPRESSION

Ce Mémoire était imprimé lorsque j'ai eu connaissance d'un travail de M. Heinricher, présenté à l'Académie des Sciences de Vienne le 21 mars 1907, et publié plus tard (*Sitzungsber. der Wiener Akademie*, CXVI, 3, p. 439, 1907). L'auteur, qui a étudié la structure du tubercule dans deux Balanielles de Java (B. allongée et B. globeuse), y adopte et s'applique à y confirmer l'opinion de tous ses devanciers, depuis R. Brown, d'après laquelle les cordons vasculaires seraient des ramifications de la racine nourricière, et le tubercule tout entier un corps double, une sorte de galle. Il a bien vu toutefois ces files de très grandes cellules à énormes noyaux, les unes longitudinales au centre du cordon, les autres radiales à sa périphérie, si souvent signalées dans mon Mémoire comme constituant un remarquable appareil sécréteur. Les premières ont été déjà aperçues et figurées en 1877 par M. de Solms-Laubach, ce qui n'a pas empêché les autres anatomistes de continuer à les prendre après, comme ils faisaient avant à l'exemple de Gœppert, pour autant de gros vaisseaux ponctués. C'est avec raison que M. Heinricher les regarde, les unes et les autres, et aussi l'épaisse couche sans balanophorine d'où les secondes procèdent, comme appartenant au parasite, dont elles seraient, suivant lui, les suçoirs. Mais alors que reste-t-il, dans le cordon ainsi fortement réduit, pour appartenir réellement à la plante hospitalière ? Une partie d'anneau libérien centripète, en dehors, et une partie de cylindre ligneux centrifuge, en dedans : c'est trop peu pour constituer toute une véritable racine. Cette prétendue racine n'aurait donc ni épiderme, ni coiffe, ni écorce, ni endoderme, ni péricycle, ni faisceaux ligneux primaires centripètes alternes avec des faisceaux libériens primaires, bref, aucun des caractères essentiels requis pour mériter ce nom. Il y aura lieu d'ailleurs de revenir plus tard sur cette très intéressante question, lorsque les suites et les développements annoncés dans ce premier travail auront été complètement publiés.

(15 novembre 1907.)

TABLE DES MATIÈRES DE LA PREMIÈRE PARTIE

TABLE ALPHABÉTIQUE DES GENRES ET ESPÈCES DE LA PREMIÈRE PARTIE

83e ANNÉE. — IXe SÉRIE. T. VI. Nos 5 et 6.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VI. — Nos 5 et 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1907

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en janvier 1908.
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies,	30 vol.	(*Rare*)
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.	. . . .	330 fr.

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES
SUR
LA GREFFE
DES
PLANTES A ACIDE CYANHYDRIQUE

Par L. GUIGNARD

I. — APERÇU HISTORIQUE.

La greffe est considérée depuis longtemps comme une association par juxtaposition de deux individus, dont chacun garde ses caractères propres, sans qu'il y ait mélange de propriétés entre les parties soudées. Elle représente, en quelque sorte, l'unité fédérative, laissant aux intéressés leur autonomie ; elle a pour grand avantage de fixer et de conserver les variations introduites dans l'œuf, mais elle n'introduit par elle-même aucune variation nouvelle.

Cette façon d'envisager la greffe, qui repose sur le résultat d'une pratique séculaire, appliquée à un grand nombre de plantes et en particulier aux arbres fruitiers, a été fortement battue en brèche dans ces derniers temps.

A la suite de recherches expérimentales poursuivies à la fois sur des végétaux herbacés et sur des végétaux ligneux, M. Daniel (1) est arrivé à cette conclusion, qu'il faut renoncer au dogme de la conservation intégrale des caractères par la

(1) L. Daniel, *La variation dans la greffe et l'hérédité dans les caractères acquis* (Ann. des sc. nat. Bot., 8e série, t. VIII, 1899). — *La théorie des capacités fonctionnelles*, etc., Rennes, 1902. — *Les variations spécifiques dans la greffe ou hybridation asexuelle* (Rapport présenté au Congrès de l'hybridation de la Vigne. Lyon, 1901). — *La question phylloxérique, le greffage et la crise viticole* (L'Œnophile, 1905-1907), etc.

greffe. Selon cet observateur, les deux individus associés exerceraient l'un sur l'autre une influence réciproque, entraînant des variations plus ou moins considérables, qui parfois même seraient transmissibles par le semis.

La variation chez les plantes greffées dépendrait des conditions nouvelles dans lesquelles s'effectue leur nutrition générale. Ces conditions sont les suivantes : la présence du bourrelet consécutif à la soudure et la différence des capacités fonctionnelles entre le porte-greffe ou sujet et le greffon. Il en résultera souvent des changements plus ou moins profonds dans les caractères morphologiques; en outre, les tissus et les contenus cellulaires pourront avoir une composition chimique différente de celle de la plante non greffée; des produits élaborés par le greffon seront susceptibles d'arriver dans le sujet, ou inversement, de même que d'autres produits ne passeront pas de l'un à l'autre.

Une autre cause de variation, non moins importante, pour M. Daniel, consiste dans la « coalescence des plasmas » et le mélange des substances spécifiques, déterminant une véritable « hybridation asexuelle ».

S'il en est ainsi, on entrevoit de suite les inconvénients possibles du greffage au point de vue de la conservation des propriétés spécifiques et, s'il peut exister des greffages améliorants, l'inverse pourra tout aussi bien se produire. On ne s'étonnera donc pas de l'importance prise dans ces dernières années par l'étude de la question, en ce qui concerne surtout l'emploi des porte-greffes américains pour la reconstitution du vignoble français. N'est-il pas à craindre qu'ils communiquent aux cépages français leurs défauts au point de vue de la qualité du vin ?

Telles sont, en quelques mots, les idées admises actuellement sur la greffe par certains auteurs. Le but de ce travail n'est pas de rechercher dans quelle mesure elles peuvent être fondées, quant aux multiples points de vue qu'il y aurait lieu d'envisager dans une question aussi complexe.

Cependant, on ne peut s'empêcher de remarquer, tout au moins, que les expériences les mieux exécutées et les observations les plus consciencieuses ont plus d'une fois conduit à des conclusions contradictoires. La greffe des Solanées, par

exemple, nous en fournit une preuve. Aucune des variations en apparence très frappantes, que M. Daniel (1) avait constatées dans la forme, la couleur et d'autres caractères du fruit, chez plusieurs espèces de cette famille n'a été obtenue par M. Griffon (2). Que conclure de ces expériences, sinon que les variations observées par M. Daniel étaient dues vraisemblablement à une autre cause que la greffe? Le fruit des Solanées a une tendance naturelle à varier, même chez les plantes non greffées. M. Griffon a d'ailleurs vu des variations se produire sous l'influence de divers parasites et de blessures faites par des insectes ou des mollusques. D'autres causes, encore inconnues, peuvent fort bien entrer en jeu dans le cas actuel.

Quant à l'hybridation par la « coalescence des plasmas », il est permis de dire que, malgré les observations mentionnées par Darwin (3) et par d'autres auteurs, son existence ne repose pas encore sur des faits suffisamment probants. Parmi ces faits, les plus fréquemment invoqués et les plus démonstratifs, en apparence, sont empruntés au *Cytisus Adami*, au Néflier de Bronvaux et aux « bizarreries » de certains orangers. En dépit des discussions auxquelles ces singulières formes végétales ont souvent donné lieu, leur origine n'est nullement établie et toutes les tentatives faites pour les obtenir par la greffe sont restées infructueuses. Dans une note assez récente, et tout en inclinant d'ailleurs à admettre l'existence des hybrides de greffe, M. Noll (4) fait remarquer, à propos du *Cystisus Adami*, qu'il a essayé sans succès, pendant trois ans, de reproduire cette dernière plante. D'autre part, M. Strasburger, qui vient encore de discuter l'origine de ces formes, en exposant longuement l'histoire des « bizarreries », s'exprime à ce sujet dans les termes suivants (5) :

(1) *La variation dans la greffe*, etc., p. 115 et suiv.

(2) Ed. Griffon, *Quelques essais sur le greffage des Solanées* (Bull. Soc. bot. de France, t. LIII, 1906, p. 699.)

(3) Ch. Darwin, *De la variation des animaux et des plantes*, trad. fr., 1879, p. 427.

(4) F. Noll, *Blütenzweige zweien Bastarde von* Cratægus monogyna *und* Mespilus germanica (Sizungsb. der Niederrhein. Gesellsch.; Bonn, 1905, p. 20).

Parmi les Notes publiées sur le Néflier de Bronvaux, il y a lieu de rappeler celle de M. Le Monnier (Bull. de la Soc. centr. d'Horticulture de Nancy, 1899) et aussi le passage qui concerne cette plante dans le mémoire de M. Daniel sur la *Variation dans la Greffe*, 1899 p. 149).

(5) E. Strasburger, *Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage* (Jahr. für wissensch. Bot., t. XLIV, 3e partie, 1907, p. 484).

« Je ne peux pas me décider à abandonner mes doutes sur les hybrides de greffe. Je pense que ces doutes resteront justifiés aussi longtemps que l'on ne pourra apporter sur leur origine que des observations faites tardivement, aussi longtemps que l'on ne parviendra pas à reproduire les hybrides de greffe et à les suivre dans leur développement. » Pour M. Strasburger, les caractères de ces plantes s'expliqueraient beaucoup mieux par des hybridations sexuelles. D'ailleurs, n'est-il pas véritablement surprenant que, parmi les millions de greffes faites depuis des siècles sur des végétaux très divers, on n'ait jamais rencontré que quelques cas sujets à controverse?

L'influence réciproque du sujet et du greffon étant la base principale des idées nouvelles, on devait nécessairemnnt chercher à savoir si la chimie ne pourrait pas apporter quelques arguments en sa faveur.

Il est certain que la présence du bourrelet consécutif à la soudure des deux plantes associées par le greffage, ainsi que la différence de leurs capacités fonctionnelles, peuvent changer les conditions normales de végétation; M. Daniel surtout en a fourni de nombreux exemples. Mais la question est de savoir si le chimisme spécifique de chaque plante est modifié dans son essence.

Si, par exemple, un composé organique bien défini, n'existant normalement que dans l'une des deux espèces associées par la greffe, venait à être trouvé dans l'autre espèce après le greffage, on serait autorisé à admettre qu'il a émigré de l'une dans l'autre et l'on aurait ainsi la preuve de la modification des caractères spécifiques.

Cette preuve, on a cru la posséder pour la première fois, il y a déjà une vingtaine d'années, à la suite des expériences de M. Strasburger sur la greffe de certaines Solanées. Mais, tout récemment, d'autres observateurs n'ont pas réussi dans les mêmes recherches et, sur ce point encore, on se trouve actuellement en présence de résultats douteux ou contradictoires.

Avant la publication des derniers travaux sur ce sujet, et pour des raisons qui seront indiquées plus loin, j'avais pensé que la greffe de certaines plantes à acide cyanhydrique sur des espèces voisines ne produisant pas ce composé, et inversement,

ne serait peut-être pas sans intérêt dans une question aussi controversée. Mais, avant de faire connaître le résultat de mes expériences à cet égard, il est nécessaire de rappeler d'abord celles qui ont été faites sur les Solanées.

En 1885, M. Strasburger (1) montra que, dans cette famille, on peut greffer les uns les autres des individus appartenant aux genres les plus différents. Parmi les greffes obtenues, celle du *Datura Stramonium* sur Pomme de terre parut surtout intéressante au point de vue de l'influence du greffon sur le sujet.

Trois pieds de Pomme de terre greffés de la sorte avaient produit 1200 grammes de tubercules, qui présentaient pour la plupart les caractères de la variété employée comme porte-greffe. On remarquait seulement un nombre relativement élevé de tubercules irréguliers, pourvus de nombreuses excroissances.

Le D[r] Klinger fut prié de rechercher s'ils renfermaient de l'atropine (2) et, à cet effet, il employa 800 grammes de tubercules. « Il y trouva de l'atropine, mais dans une proportion extrêmement faible, car, d'après son estimation, les 800 grammes de tubercules en contenaient à peine quelques milligrammes. » Cette proportion était bien inférieure à la quantité de solanine que l'on trouve dans la Pomme de terre et aussi à celle de l'atropine fournie par la racine du Datura (3).

Dans un premier travail paru en 1905, M. Ch. Laurent (4)

(1) E. Strasburger, *Ueber Verwachsungen und deren Folgen* (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch., t. III, 1885, Generalversammlung, p. XXXIV).

(2) Le *Datura* contient, dans ses divers organes, de l'atropine, accompagnée d'une proportion beaucoup plus forte d'hyoscyamine. On y rencontre aussi une petite quantité de scopolamine ou hyoscine. Les deux premiers alcaloïdes, qui existent également dans la Belladone et la Jusquiame, et entre lesquels a régné jusqu'à ces derniers temps une certaine confusion, sont des corps isomères, qui diffèrent surtout l'un de l'autre en ce que l'atropine est optiquement inactive, tandis que l'hyoscyamine est lévogyre. Celle-ci, sous diverses influences, se transforme facilement en atropine, et c'est à cette transformation pendant le traitement d'extraction que paraît due la majeure partie de l'atropine que l'on retire de ces plantes. Les deux alcaloïdes possèdent d'ailleurs les mêmes propriétés mydriatiques.

(3) E. Strasburger, *loc. cit.*, p. XXXIX.

(4) Ch. Laurent, *Sur la présence de l'atropine dans des greffes de Belladone et de Tomate* (Assoc. franç. pour l'avancement des sciences; Congrès de Cherbourg, 1905).

arrive à la même conclusion que M. Strasburger, en ce qui concerne la migration des alcaloïdes. Ayant greffé la Belladone sur la Tomate, il trouve de l'atropine dans cette dernière. « J'ai traité, dit-il, les racines de Tomate sujet par les procédés ordinaires de la recherche de l'atropine, et le produit que j'ai obtenu (en petite quantité, il est vrai) a présenté toutes les réactions de cet alcaloïde, tant au point de vue chimique qu'au point de vue physiologique. »

Par contre, l'alcaloïde n'a pas été trouvé dans la Tomate greffée sur Belladone, ce qui « n'a rien d'extraordinaire, la Belladone sujet étant réduite sensiblement à son appareil absorbant ; par conséquent, cette plante ne possédait pas les parties vertes nécessaires à la fabrication de cet alcaloïde ».

Dans une seconde note (1), M. Ch. Laurent complète ses observations en étudiant d'abord, comme précédemment, la greffe ordinaire de Belladone sur Tomate et réciproquement, ensuite la greffe mixte de ces deux plantes.

Le résultat de la greffe ordinaire de Belladone sur Tomate fut analogue à celui des premières observations : la racine de Tomate sujet renfermait de l'atropine, dans la proportion de 0gr,006 à 0gr,008 p. 100 de substance sèche. Par contre, dans toutes les greffes de Tomate sur Belladone, la recherche de l'alcaloïde dans les tiges, les feuilles et les fruits de la Tomate donna des résultats négatifs, conformément aux premières recherches de l'auteur. Quant aux feuilles de la Belladone greffon, leur contenu en alcaloïde se montra beaucoup plus variable que dans celles de la Belladone témoin. En effet, pour 100 parties de substance sèche, il oscillait de 0gr,194 à 0gr,312 chez les premières, tandis qu'il était de 0gr,298 à 0gr,324 dans les secondes : différence qui paraît dépendre de la facilité plus ou moins grande avec laquelle s'effectuait la nutrition du greffon.

La « greffe mixte », ainsi nommée par M. Daniel, consiste à laisser à demeure, au-dessous du greffon, par conséquent sur le sujet, une ou plusieurs pousses feuillées, qui assurent en partie

(1) Ch. Laurent, *Sur la variation de la quantité d'atropine et la recherche de cet alcaloïde dans les greffes de Tomate et de Belladone* (Revue bretonne de Botanique, n° 2, 1906).

sa nutrition et que l'on pince pour ne pas leur laisser compromettre la vie du greffon par un développement exagéré. Un certain nombre de greffes de cette sorte furent donc faites avec la Belladone et la Tomate. Les résultats ont été les suivants :

Dans le cas de la greffe mixte de Belladone sur Tomate, « l'atropine passe du greffon dans le sujet ; mais il s'opère une répartition différente de cette substance dans les diverses régions de ce dernier. Ce sont les parties les plus voisines du bourrelet qui renferment la proportion la plus élevée d'alcaloïde. Ainsi, la partie supérieure des pousses latérales de la Tomate sujet, formée par les organes les plus jeunes, feuilles, tiges et fruits, a donné des résultats négatifs, quelle que fût la méthode de recherche employée. Au contraire, les tiges voisines du bourrelet contenaient des proportions relativement élevées d'atropine décelables chimiquement et physiologiquement ; les feuilles de cette région donnaient seulement la réaction physiologique. En outre, la quantité d'atropine appelée dans le sujet feuillé a été plus grande que dans le sujet de la greffe ordinaire ; le greffage mixte exerce donc un appel plus important pour le sujet que le greffage ordinaire ».

Dans le cas inverse, celui de la greffe mixte de Tomate sur Belladone, on constate que, si la Belladone sujet fabrique sensiblement la même quantité d'alcaloïde que la plante normale, ce qui se conçoit facilement, l'alcaloïde ne passe pourtant pas dans la Tomate greffon. Ici, par conséquent, la greffe mixte se comporte comme la greffe ordinaire.

En somme, la conclusion des recherches de M. Laurent est semblable à celle que M. Strasburger avait cru pouvoir tirer des analyses faites par le Dr Klinger (1).

(1) Dans une publication relative au greffage de la Vigne, M. Daniel s'exprime ainsi à propos de l'expérience de M. Strasburger : « Cette expérience, aujourd'hui classique, a une grande importance : à elle seule, elle suffit à renverser le dogme de la constance de composition des produits après le greffage, dogme qui est une des bases de la reconstitution, et il est étonnant qu'on n'y ait pas prêté plus d'attention en viticulture. » (L'Œnophile, sept. 1906, p. 228.)

Ce passage montre l'influence qu'a exercée, jusqu'à une date récente, le travail de M. Strasburger. M. Daniel pouvait se croire d'autant plus autorisé à l'écrire que M. Laurent venait d'obtenir des résultats analogues à ceux du Dr Klinger.

En 1906, M. H. Lindemuth (1) rappelait que, de 1875 à 1882, il avait fait de nombreux essais de greffage de Jusquiame, de *Datura* et d'autres Solanées sur la Pomme de terre. Il s'était demandé si les tubercules de cette dernière renfermeraient les alcaloïdes des plantes étrangères; mais le professeur Kreusler lui fit remarquer alors que la présence de l'atropine dans les tubercules de la Pomme de terre ne pouvait être démontrée par la recherche chimique. Quelque temps après, M. Strasburger plubliait les expériences que nous avons mentionnées plus haut.

Ayant répété ces expériences en 1896, M. Lindemuth avait récolté, sur trois pieds de Pomme de terre greffés avec le *Datura Stramonium*, 835 grammes de tubercules présentant des caractères extérieurs normaux. Leur développement n'avait pas empêché la formation des fruits du *Datura*, car l'une des plantes portait neuf capsules, dont trois avaient mûri. Ce poids de tubercules peut même paraître assez élevé, en raison de la période de végétation relativement courte des plantes greffées, car, pour la première, elle avait duré du 18 juin au 10 octobre; pour la seconde, du 2 juillet au 27 octobre, et, pour la troisième, du 11 juin au 27 octobre.

Le professeur Lewin, qui se chargea de l'étude chimique de ces tubercules, fut dans l'impossibilité d'y démontrer l'existence certaine de l'atropine. Il constata seulement qu'après la séparation de la solanine, il restait des traces minimes d'une substance qui avait la propriété de remettre en mouvement le cœur d'une grenouille arrêté par la muscarine. Il se demande par quel procédé le D[r] Klinger avait réussi à isoler l'atropine.

Dans le même ordre d'idées, MM. Grafe et Linsbauer (2) ont fait connaître, en 1906, les résultats de leurs recherches sur la greffe réciproque du *Nicotiana Tabacum* et du *N. affinis*. Cette dernière espèce était considérée par les deux auteurs comme dépourvue de nicotine, ou tout au moins comme étant

(1) H. Lindemuth, *Ueber angebliches Vorhandensein von Atropin in Kartoffelknollen infolge von Transplantation und über die Grenzen der Verwachsung nach dem Verwandtschaftsgrade* (Ber. d. deutsch Bot. Gesellsch., 28 nov. 1906).

(2) V. Grafe und K. Linsbauer, *Ueber die wechseltige Beeinflussung von* Nicotiana Tabacum *und* N. affinis *bei der Propfung* (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch., 1906, p. 366).

si pauvre en alcaloïde qu'il n'y avait pas lieu d'en tenir compte.

L'expérience montra que le *N. affinis*, greffé sur le *M. Tabacum* contenant environ, pour 100 p. de substance sèche, 4 p. de nicotine, renfermait toujours cet alcaloïde dans des proportions variant de 0gr,84 à 3gr,56 p. 100. Le résultat était analogue quand la seconde espèce était greffée sur la première.

Une autre expérience fut faite dans le but de savoir si l'aptitude du *N. affinis* à former de la nicotine était augmentée par son association avec le *N. Tabacum*. Ce dernier ayant été greffé sur le *N. affinis*, le greffon développé fut ensuite coupé au-dessous de la soudure et on laissa le porte-greffe former des branches; un peu plus d'un mois après celles-ci renfermaient 0gr,33 p. 100 d'alcaloïde. Les auteurs en concluent que « l'aptitude du sujet à former de la nicotine est accrue sous l'influence d'un greffon riche en nicotine ».

Mais, pour MM. Arthur Meyer et Ernst Schmidt (1), ces expériences ne sont nullement probantes. D'abord, le *N. affinis* renferme normalement de la nicotine, et il est probable que son contenu en alcaloïde est soumis aux mêmes variations que celui du *N. Tabacum*, dans lequel la proportion de nicotine oscille entre 0gr,70 et 5gr p. 100. La première expérience laisse donc des doutes sur la valeur du résultat. Il aurait fallu examiner un plus grand nombre d'individus de *N. affinis* au point de vue des proportions de nicotine qu'ils peuvent contenir.

Quant à la seconde expérience, on pourrait dire tout aussi bien, si l'on admettait les idées de MM. Grafe et Linsbauer sur la migration de l'alcaloïde, que les 0gr,33 p. 100 de nicotine avaient été fournis au sujet par le greffon, avant l'enlèvement de ce dernier, attendu que le greffon renfermait 2gr,9 p. 100 d'alcaloïde. On peut également supposer que le *N. affinis* avait formé lui-même ces 0gr,33 p. 100 d'alcaloïde.

Ces recherches étaient donc insuffisantes pour résoudre la question de la migration des alcaloïdes. Elles furent reprises l'an dernier par MM. Arthur Meyer et Ernst Schmidt sur la

(1) Arthur Meyer und Ernst Schmidt, *Die Wanderung der Alcaloïde aus dem Pfropfreise in die Unterlage* (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch., 23 avril 1907).

Pomme de terre entée avec le *Datura* (1). Trois pieds de Pomme de terre greffés en mai produisirent environ 800 grammes de tubercules, qui ne se distinguaient par aucun caractère particulier des tubercules ordinaires.

Sans rappeler ici les méthodes employées pour extraire les alcaloïdes mydriatiques (atropine et hyoscyamine), et que l'on trouvera indiquées en détail dans le travail des deux auteurs, il suffira de dire qu'il leur fut impossible de retirer des tubercules une substance donnant d'une façon certaine les réactions chimiques de ces alcaloïdes. L'essai physiologique, fait avec les produits d'extraction, qui auraient dû renfermer ces alcaloïdes, ne donna pas non plus la moindre action mydriatique. Or, comme cette action peut encore être obtenue (d'après Donders et Ruyter) avec une seule goutte d'une solution d'atropine à 1 p. 130000, et comme l'hyoscyamine exerce la même action, quoique plus lentement, il est bien difficile d'admettre l'existence de l'alcaloïde mydriatique dans les tubercules examinés. D'ailleurs, soumises par comparaison aux mêmes essais chimiques et physiologiques, les Pommes de terre ordinaires fournirent des résultats identiques.

Les auteurs en concluent que, pour le moment, la question du passage de l'hyoscyamine du greffon dans le sujet ne comporte qu'une réponse négative.

Toutefois, l'affirmation de Klinger et aussi, dans une certaine mesure, le résultat de l'expérience physiologique de Lewin semblent encore laisser place au doute. Il y a lieu, pourtant, de faire observer que l'arrêt du cœur déterminé par la muscarine peut, d'après divers observateurs, disparaître sous l'action de diverses substances autres que l'hyoscyamine, telles que la guanidine, la vératrine, la digitaline, etc.; de sorte qu'il n'est pas absolument certain que, dans l'expérience de Lewin, l'arrêt constaté fût dû à la présence de l'hyoscyamine. C'est pourquoi MM. Arthur Meyer et Ernst Schmidt ajoutent qu'ils ont

(1) Des expériences faites sous la direction de ces auteurs par MM. Feldhaus (1903) et Kircher (1905), sur les proportions relatives d'alcaloïdes contenus dans le parenchyme foliaire, la nervure médiane du limbe et le pétiole chez le *Datura*, pouvaient faire naître la supposition que les alcaloïdes émigrent de la feuille dans la tige.

l'intention de continuer leurs expériences à ce sujet (1).

Un autre argument en faveur de l'influence réciproque du sujet et du greffon semble être fourni par le greffage des Quinquinas, que l'on a pratiqué pendant quelque temps aux Indes pour obtenir plus rapidement des arbres riches en alcaloïdes. On employait comme sujets de jeunes plants de *Cinchona succirubra*, à cause de leur vigueur et de leur rapide croissance. Greffé sur cette espèce, le *C. Pitayensis*, qui contient en moyenne, dans son écorce, 7 p. 100 d'alcaloïdes, n'en donna plus que 4gr,85 p. 100 et fut bientôt abandonné. Mais il en fut autrement avec le *C. Ledgeriana*.

En analysant la souche du *C. succirubra*, M. Moens (2) remarqua que son écorce contenait beaucoup plus de quinine qu'à l'ordinaire et que la greffe de *C. Ledgeriana* était en même temps plus riche en cinchonidine. Il supposa que la souche du *C. succirubra* provenait probablement d'un hybride où la quinine était en plus forte proportion que dans l'espèce type, tandis que la greffe de *C. Ledgeriana* avait dû être prise sur un arbre riche en cinchonidine (on a d'ailleurs distingué une variété *cinchonidifera*, renfermant de 1 à 4 p. 100 de cinchonidine). Mais plus tard, M. Van Leersum (3) crut à une action réciproque de ces deux espèces, pour les raisons suivantes.

Dans le *C. succirubra* de Java, l'écorce de la racine renferme normalement, en moyenne, 0gr,90 p. 100 de quinine et 3gr,50 p. 100 de cinchonidine. Après le greffage, elle contenait, au bout de cinq ans environ, jusqu'à 3 p. 100 de quinine, et la proportion de cet alcaloïde parut être d'autant plus élevée que la greffe de *C. Ledgeriana* en renfermait elle-même davantage.

Dans un *C. Ledgeriana* non greffé, l'écorce de la tige ne contenait pas de cinchonidine; dans un autre, elle en possédait 1gr,17 p. 100. Les écorces des greffons, empruntés à ces deux

(1) Les auteurs ne semblent pas avoir eu connaissance des recherches précédemment citées de M. Ch. Laurent sur les greffes de Belladone et de Tomate, qui se rattachent étroitement à la question.

(2) Bernelot Moens, *De Kina-cultur in Azie*; Batavia, 1882, p. 375.

(3) Leersum (P. Van), *Over den invloed die de* Cinchona succirubra *onderstam en de daarop geënte* Ledgeriana, *ten opzichte van het alcaloïdgehalte Wederkeerig op elkonder nitoefenen*, 1889 (Nat. Tijdschr. V. Ned, Ind. DC. LIX, afl. I, p. 33-43).

arbres et âgés de cinq ans, en fournirent respectivement 3gr,30 p. 100 et 1gr,40 p. 100.

En outre, l'analyse montra que l'augmentation en cinchonidine ne se rencontrait que dans la partie inférieure de la tige, au voisinage de la soudure.

Ces résultats ne trouvent-ils leur explication que dans l'hypothèse d'une migration des alcaloïdes? La chose peut paraître fort douteuse. Il est possible que l'augmentation de la proportion de quinine dans la souche du *C. succirubra*, et celle de la cinchonidine dans la tige du *C. Ledgeriana*, aient eu lieu sur place, sous l'influence des conditions nouvelles apportées par le greffage dans les fonctions physiologiques des deux espèces, sans que l'on soit obligé d'admettre un passage des alcaloïdes de l'une dans l'autre. L'un des pieds de *C. Ledgeriana* non greffé ne renfermait pas, il est vrai, d'après Van Leersum, de cinchonidine; mais l'autre en contenait une proportion déjà assez notable. Les réflexions qui ont été faites à propos du *N. Tabacum* et du *N. affinis* peuvent s'appliquer tout au moins à ce second cas. On a constaté aussi que la qualité du sol et les soins apportés aux plantations modifie notablement le taux de certains alcaloïdes. Or, nous ne savons pas si les conditions de la culture étaient les mêmes pour les arbres greffés ou non greffés dont il vient d'être question.

Ce résumé historique montre que la question de la migration des alcaloïdes à la suite du greffage est encore controversée. Si, dans le cas des Solanées, notamment, M. Laurent conclut par l'affirmative, d'autres auteurs, on l'a vu, réservent leur opinion.

Quant à quelques autres substances organiques, telles que l'inuline, l'amidon, on est mieux fixé sur la façon dont elles se comportent dans les greffes. M. Daniel (1) a montré que chez les Chicoracées, une espèce qui ne fabrique pas d'inuline, telle que la Laitue, étant greffée sur une autre espèce qui en produit, telle que le Salsifis, cet hydrate de carbone ne passe pas dans le greffon. D'une façon générale, les plantes greffées n'utilisent

(1) L. Daniel, *Sur la greffe des parties souterraines des plantes* (C. R. Acad. des Sciences, 21 septembre 1891).

que les réserves identiques à celles de leurs propres racines. M. Vöchting (1) a constaté de même que dans la greffe d'*Helianthus tuberosus* sur *H. annuus*, l'inuline s'arrête au niveau du bourrelet (2).

D'autres faits du même genre pouraient encore être cités, mais ce serait s'écarter de l'objet de ce travail, qui est de rechercher si, dans la greffe d'une plante à principe cyanhydrique sur une autre plante qui en est absolument dépourvue, ou inversement, il y a migration de ce principe de l'une dans l'autre.

II. — EXPÉRIENCES.

Le choix des plantes à acide cyanhydrique pour une recherche de cette nature se justifie par plusieurs raisons. On sait que l'acide cyanhydrique se trouve dans les végétaux à l'état de glucoside, parfois aussi, d'après M. Treub, en partie à l'état libre ou « quasi-libre », comme dans les *Pangium* (3), où il se forme dans les feuilles et de là circule dans les autres organes de la plante. Il en est de même dans le *Phaseolus lunatus* (4) ; mais, chez cette espèce, il semble que la partie de ce corps qui n'est pas directement utilisée dans la feuille pour la synthèse des matières albuminoïdes ne circule dans les autres organes qu'à l'état de glucoside.

A la suite de nombreuses expériences sur ces deux plantes, M. Treub émit l'hypothèse que l'acide cyanhydrique y constitue le premier produit reconnaissable de l'assimilation de l'azote,

(1) Vöchting, *Ueber die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose in* Helianthus, etc., 1894.

(2) Dans une note déjà ancienne, où il est question de la greffe du Cerisier sur le Laurier-cerise, M. Clos dit qu' « il est remarquable que, dans ce cas, la greffe ne participe pas, au moins dans les fruits, des propriétés générales du sujet », c'est-à-dire que les cerises ne renferment pas le composé cyanique si abondant dans le Laurier-cerise. Mais, comme je m'en suis assuré, les fruits mûrs du Laurier-cerise ne contiennent pas trace de ce composé dans leur pulpe. Sous ce rapport, ils ne diffèrent nullement des cerises, le principe cyanique, dans les fruits de ces plantes, étant exclusivement localisé dans l'amande. Il n'est donc pas étonnant que, dans le cas mentionné par M. Clos, la pulpe n'ait pas donné d'acide cyanhydrique (D. Clos, *Quelques mots sur la greffe*. Revue Horticole, 1856, p. 343).

(3) M. Treub, *Sur la localisation, le transport et le rôle de l'acide cyanhydrique dans le Pangium edule* Reinw. (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg; vol. XIII, 1895).

(4) M. Treub, *Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes* (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg; 2e série, vol. IV, 1905).

sinon le premier composé organique azoté qui se forme. D'autre part, en étudiant les feuilles à différents âges, il a vu que le composé cyanique diminue au fur et à mesure qu'elles vieillissent, pour disparaître au moment de leur chute. Il se comporte donc comme une matière de réserve pour la plante.

En 1905, j'ai constaté, au contraire, non sans quelque surprise, que, dans le Sureau noir (1), les feuilles contiennent encore, au moment de leur chute, à l'arrière-saison, à peu près autant de glucoside cyanhydrique qu'à une époque antérieure. Ici, le glucoside ne paraît pas, au premier abord, pouvoir être considéré comme une matière de réserve, puisqu'il est éliminé avec les feuilles qui tombent. Toutefois, il est permis de supposer que. dans le cours de la végétation du Sureau, il subit une métamorphose encore inconnue, au fur et à mesure qu'il est élaboré dans les tissus chlorophylliens.

Cette observation ayant conduit M. Treub (2) à rechercher si d'autres plantes se comportent comme le Sureau, le même fait fut constaté par lui dans l'*Indigofera galegoides*, tandis que. chez les autres plantes examinées (une quarantaine appartenant à 20 genres différents), le principe cyanhydrique quitte à peu près complètement les feuilles avant leur chute. Il paraît donc certain que, chez ces plantes, les glucosides cyanhydriques sont bien des substances de réserve. Le *Sambucus nigra* et l'*Indigofera galegoides* constituent des exceptions, qui sont peut-être plus apparentes que réelles. Il est possible, d'ailleurs, que le mode d'utilisation des glucosides cyanhydriques par les plantes qui les renferment varie suivant la constitution de ces corps (3).

Chez les Rosacées, qui ne sont pas comprises dans le nombre des plantes étudiées par M. Treub (sauf une seule espèce, le *Prunus javanica*), le rôle des glucosides en question n'a pas encore été

(1) L. Guignard, *Nouvelles observations sur la formation et les variations quantitatives du principe cyanhydrique du Sureau noir* (C. R. Acad. des Sc., t. CXLI. p. 1193, 1905).

(2) M. Treub, *Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes*, II (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg; 2e série, vol. VI, 1907).

(3) Le glucoside retiré du *Ph. lunatus*, dans ces dernières années, et appelé phaséolunatine, est identique à la linamarine, découverte antérieurement dans le Lin. Des recherches récentes ont déjà montré qu'il est assez répandu. Par sa constitution, il diffère des glucosides des Rosacées, dont l'amygdaline est le plus anciennement connu.

suffisamment étudié; mais il y a tout lieu de penser qu'ils interviennent aussi dans la nutrition, tandis qu'il est fort douteux qu'un rôle de réserve appartienne aux alcaloïdes. On peut donc supposer qu'ils circulent dans la plante au même titre que les autres matières organiques qu'elle utilise pour son développement.

S'il en est ainsi, le choix des plantes à acide cyanhydrique, pour l'étude de la migration des matériaux de cette nature chez les plantes greffées, semble devoir présenter un intérêt spécial.

Une autre raison en faveur de ce choix consiste en ce que, non seulement l'extraction de l'acide cyanhydrique est des plus simples, mais aussi qu'une quantité extrêmement faible de cet acide peut être décelée avec autant de certitude que de facilité par divers réactifs.

Les plantes à acide cyanhydrique que j'ai utilisées pour mes expériences sont le *Phaseolus lunatus* L., le *Photinia serrulata* Lindl. et cinq espèces de *Cotoneaster*, par conséquent des végétaux herbacés ou ligneux.

Parmi les variétés ou races de *Ph. lunatus*, on a employé celles de Java et du Cap, que l'on a greffées sur le Haricot de Soissons blanc à rames (*Ph. vulgaris*, var. *compressus* D. C.), ou sur le Haricot d'Espagne (*Ph. multiflorus* L.). Inversement, ces deux dernières espèces ont servi aussi de greffons.

Quant aux arbustes greffés, ils provenaient pour la plupart des pépinières de M. Croux, au Val d'Aulnay (1).

Le greffage des Haricots a été fait pendant la belle saison, en 1906 et 1907, avec un plein succès, par M. Demilly, jardinier en chef de l'École de Pharmacie.

§ I. — HARICOTS.

On sait que, chez les Haricots, la jeune tige forme d'abord, au-dessus des cotylédons, deux feuilles primordiales opposées, simples et assez grandes ; viennent ensuite les feuilles typiques, qui sont au contraire isolées et composées de trois folioles. Les premières n'ont qu'une existence relativement courte.

(1) Je suis heureux de l'occasion qui m'est offerte de remercier M. Croux, et aussi son chef de culture, M. Marchais, pour les matériaux et les renseignements qu'ils m'ont fournis avec une grande obligeance.

Le greffage en fente a été fait le plus souvent à quelques centimètres au-dessus des feuilles primordiales, en employant des sommets de tiges ou des portions de jeunes tiges pourvues d'un ou deux bourgeons. Après ligature, la plaie était protégée par un mastic ; en serre chaude et humide, la soudure demandait au plus une huitaine de jours. Le principal soin à donner aux jeunes plants consiste à empêcher le sujet de pousser des rameaux au-dessous du greffon, avant que celui-ci n'ait déjà pris un certain accroissement.

Suivant les cas, tantôt on continuait à empêcher tout développement des rameaux sur le sujet, qui se trouvait alors représenté, comme dans les greffes ordinaires, simplement par sa racine surmontée d'un axe nu, d'environ 15 à 20 centimètres de longueur au-dessous du bourrelet ; tantôt, après la reprise du greffon et pendant toute la durée de la végétation de la plante, on laissait se former au-dessous du bourrelet, par conséquent sur le sujet, un ou plusieurs rameaux feuillés, dont le développement pouvait égaler celui du greffon. Dans ce cas, on obtenait ce que M. Daniel appelle, comme on l'a vu, une greffe mixte.

Quand les greffons avaient atteint une longueur d'environ 15 à 20 centimètres, les plantes étaient mises en plein air. D'ailleurs, avec quelques précautions, les divers modes de greffage peuvent aussi bien réussir sur des plantules développées à l'air libre et en pleine terre.

On a fait aussi quelques greffes par approche, entre des tiges ayant atteint déjà une certaine longueur ; puis on supprimait, au-dessous et au-dessus de la soudure, celui des deux pieds mères ou celle des deux tiges qui n'étaient pas à conserver.

Dans tous les cas, la végétation des plantes a été très bonne ; celle du Haricot cyanique était naturellement moins rapide que celle des Haricots de Soissons ou d'Espagne, car, sous notre climat tempéré, les différentes variétés du *Ph. lunatus*, même non greffées, n'arrivent pas toujours à fleurir. Les greffons de Haricot de Soissons sur *Ph. lunatus* ont produit des gousses dont la maturation a été complète, et même ceux de *Ph. lunatus* sur Haricot de Soissons ont donné des fleurs dans plusieurs cas.

En ce qui concerne la quantité d'acide cyanhydrique que peuvent fournir les variétés de *Ph. lunatus*, je rappellerai ici que, d'après les analyses faites dans ces deux dernières années sur des plantes non greffées cultivées au Jardin botanique de l'École de pharmacie (1), les feuilles d'âge moyen, prises sur des pieds de Haricots de Java, provenant de graines de couleur variée, ont donné des proportions d'acide cyanhydrique qui étaient voisines de $0^{gr},050$ p. 100 (il s'agit naturellement des feuilles fraîches) ; celles des Haricots du cap marbrés en fournissaient de $0^{gr},035$ à $0^{gr},040$ p. 100.

Dans les greffes faites avec ces deux catégories de Haricots, les quantités trouvées ont varié nécessairement suivant l'état du développement, mais souvent elles atteignaient les chiffres fournis par les plantes non greffées.

Que la plante soit ou non greffée, sa tige verte et encore jeune, complètement débarrassée des feuilles, donne une proportion d'acide cyanhydrique qui peut égaler le tiers de celle des feuilles. Quant aux racines, elles ne renferment le composé cyanique que dans leur jeune âge, et seulement en petite quantité. En examinant celles de jeunes pieds de Haricots de Java, on n'a dosé que $0^{gr},002$ p. 100 d'acide cyanhydrique ; en septembre, ces racines âgées, de même que celles des Haricots du Cap, n'en fournissaient plus.

Il va sans dire que, pour la recherche de l'acide cyanhydrique, on a pris toutes les précautions nécessaires pour que la plus petite quantité de ce corps pût être mise en évidence. Les organes étaient broyés et mis à macérer dans trois ou quatre fois leur poids d'eau distillée, pendant douze heures à 20° ou 25° ; le produit de la distillation était amené par un tube étroit au

(1) L. Guignard, *Sur les quantités d'acide cyanhydrique fourni par le* Phaseolus lunatus *L. cultivé sous le climat de Paris* (Bull. des Sc. pharm., 15 oct. 1907). Je fais remarquer, dans cette Note, que la proportion d'acide cyanhydrique obtenue avec les feuilles des différentes sortes de graines n'est pas en rapport avec celle que l'on retire de ces dernières. Certaines graines de Java donnaient, par exemple, $0^{gr},300$ p. 100 d'acide cyanhydrique, tandis que les feuilles de ces variétés n'en fournissaient pas plus de $0^{gr},055$ à $0^{gr},060$ p. 100. Par contre, chez les Haricots du Cap marbrés, on obtient seulement, en moyenne, $0^{gr},010$ p. 100 d'acide cyanhydrique avec les graines provenant de cette race cultivée en Provence (ce chiffre peut s'élever à $0^{gr},020$ et même un peu plus dans les graines des contrées chaudes), tandis que les feuilles nous en ont donné jusqu'à $0^{gr},040$ p. 100.

fond d'un tube plus large ou d'un petit ballon renfermant une faible quantité de solution de potasse à 1/50. Par la réaction du Bleu de Prusse, on peut déceler avec certitude moins de 1/50 de milligramme d'acide cyanhydrique (1). Dans les cas où il y avait intérêt à faire un dosage, on s'est servi de la méthode de Liebig à l'azotate d'argent, modifiée par M. Denigès.

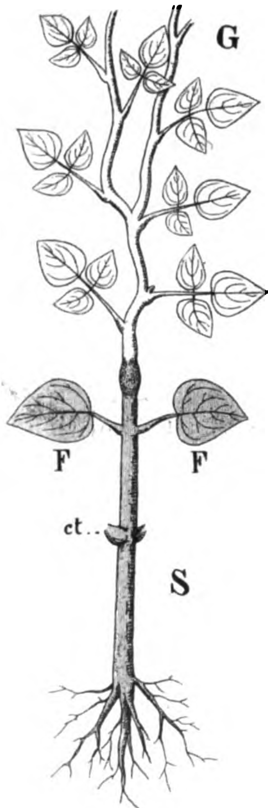


Fig. 1.— Représentation schématique de la greffe simple : G, greffon ; — S, sujet, avec la base des cotylédons, *ct*, et ses deux feuilles primordiales, FF.

1° Greffe simple.

La greffe simple a été faite avec le *Ph. lunatus* de Java et le Haricot de Soissons ou le Haricot d'Espagne. Les jeunes pieds de *Ph. lunatus* provenaient de graines riches en glucoside cyanhydrique (2). Au moment du greffage, ils étaient âgés d'une quinzaine de jours et portaient, au-dessus de leurs deux feuilles primordiales, un axe de 15 à 20 centimètres de longueur. avec une première feuille composée encore assez petite et d'autres feuilles encore plus jeunes. Les pieds des Haricots de Soissons ou d'Espagne offraient à peu près le même développement, quoiqu'ils fussent moins âgés.

Deux sortes de greffes simples ont été effectuées : la première en prenant comme sujet le Haricot

(1) La coloration rouge foncé que l'on obtient en chauffant, après addition d'un alcali et d'une solution d'acide picrique, un liquide distillé ne contenant que des traces d'acide cyanhydrique, constitue une réaction extrêmement sensible. Toutefois, j'ai remarqué plus d'une fois que le produit de la distillation de certaines racines ou feuilles, alors même que l'acide cyanhydrique fait comptètement défaut, est susceptible de donner aussi une coloration rougeâtre ; mais cette coloration est un peu différente et ne dépasse pas un certain degré. En tout cas, il est bon d'être prévenu du fait.

(2) On a surtout employé les graines de couleur claire, avec stries violacées qui donnaient plus de 0gr,300 p. 100 d'acide cyanhydrique ; souvent aussi, l'on

cyanique et pour greffon nos Haricots indigènes, la seconde en opérant de la façon inverse.

Dans un cas comme dans l'autre, le greffage avait lieu à quelques centimètres au-dessus des deux feuilles primordiales (Fig. schématique 1). On empêchait les bourgeons situés à l'aisselle de ces deux premières feuilles de se développer, de sorte que le sujet restait toujours réduit à une tige nue après la chute de ces feuilles, qui ne tarde pas à survenir.

A. — Haricot de Soissons sur *Ph. lunatus*.

Un mois après le greffage, on rechercha si le Haricot de Soissons qui avait servi de greffon renfermait le principe cyanhydrique. Dans ce but, plusieurs expériences furent faites en opérant chaque fois sur un lot de cinq plantes. Dans chaque lot, les racines et les axes au-dessous du bourrelet, constitués par le sujet ou *Ph. lunatus*, pesaient ensemble 25 grammes en moyenne, tandis que le poids des greffons était voisin de 50 grammes.

Avec les porte-greffes, on obtint des réactions très accentuées de l'acide cyanhydrique; mais le résultat fut négatif avec les greffons. Le composé cyanique ne paraissait donc pas avoir passé du sujet dans le greffon.

Dans le cas actuel, le composé cyanique ne pouvait exister qu'en faible quantité dans le sujet, parce que celui-ci n'avait développé que ses deux feuilles primordiales, qui d'ailleurs étaient déjà tombées au moment de l'analyse. Il est certain que cette petite quantité d'acide cyanhydrique provenait uniquement du glucoside qui existait dans la graine et dont la disparition n'est pas complète pendant la germination (1). La racine et l'axe situé au-dessous du bourrelet ne remplissaient, pour ainsi dire exclusivement, qu'un rôle absorbant et conducteur. Pour ce motif, on pourrait objecter que, si la quantité du principe cyanique contenu dans le sujet avait été moins faible, on aurait peut-être obtenu les réactions de l'acide cyanhydrique avec le

s'est servi des graines noires, qui ont paru germer plus facilement que d'autres, sans doute parce qu'elles étaient moins âgées.

(1) C'est ce qui résulte des observations que j'ai faites tout récemment sur la germination du *Ph. lunatus*.

greffon. Nous verrons dans un instant ce qui se passe quand on permet au sujet de fabriquer une quantité de principe cyanique beaucoup plus grande que dans le cas dont il vient d'être question.

Examinons auparavant les résultats fournis par la greffe inverse.

B. — *Ph. lunatus* sur Haricot de Soissons.

Sur des pieds de Soissons, on greffe le *Ph. lunatus*, en empêchant comme précédemment le sujet de donner des feuilles.

Dans une première expérience, un mois après le greffage, on prit deux plantes dont les racines et les axes, un peu plus développés que dans le cas précédent (1), pesaient 14 grammes, tandis que les greffons de *Ph. lunatus*, également plus développés, avaient un poids de 55 grammes (l'un d'eux portait 15 feuilles et l'autre 19).

La recherche de l'acide cyanhydrique donna un résultat complètement négatif avec les organes des sujets, tandis que les deux greffons (tiges et feuilles ensemble) fournissaient $0^{gr},012$ d'acide cyanhydrique, soit une proportion de $0^{gr},022$ p.100.

Le composé cyanique n'était donc pas descendu du greffon dans le sujet.

Dans une seconde expérience, deux mois après le greffage, on opéra sur trois plantes. Les racines et les axes des sujets pesaient 24 grammes, les greffons 95 grammes.

Les sujets n'ont pas donné trace d'acide cyanhydrique ; les greffons en ont fourni $0^{gr},025$.

Ici non plus, malgré le développement plus grand des plantes au moment de l'analyse, le composé cyanique n'avait pas émigré du greffon dans le porte-greffe. Ajoutons que les mêmes résultats ont été obtenus avec les greffes réciproques de *Ph. lunatus* et de Haricot d'Espagne, faites dans des conditions semblables aux précédentes.

(1) Les racines de ces plantes, appartenant au Haricot de Soissons, étaient pourvues de nodosités, tandis que nous n'en avons observé sur aucune des racines du *Ph. lunatus* greffé ou non, quel que fût d'ailleurs l'âge de la plante, cultivée pourtant côte à côte dans le même sol que les précédents. Les micro-organismes des nodosités de nos Haricots indigènes n'étaient sans doute pas adaptés aux variétés de Haricots de Java employés dans nos cultures.

2° Greffe mixte.

Dans la greffe mixte, les pousses feuillées qu'on laisse se développer sur le sujet sont destinées à accroître ses dimensions. D'une part, elles permettraient, d'après M. Daniel, de faire pénétrer plus facilement certains produits d'une plante dans l'autre, et c'est sur cette hypothèse qu'il s'est basé pour essayer d'obtenir par la greffe des variations plus accentuées. D'autre part, comme le sujet n'a qu'une dimension restreinte dans la greffe ordinaire, il ne peut exercer qu'un appel assez faible sur les produits du greffon ; dans la greffe mixte, au contraire, le sujet prenant un accroissement plus considérable, les rameaux qu'il porte au-dessous du bourrelet doivent excercer un appel plus prononcé.

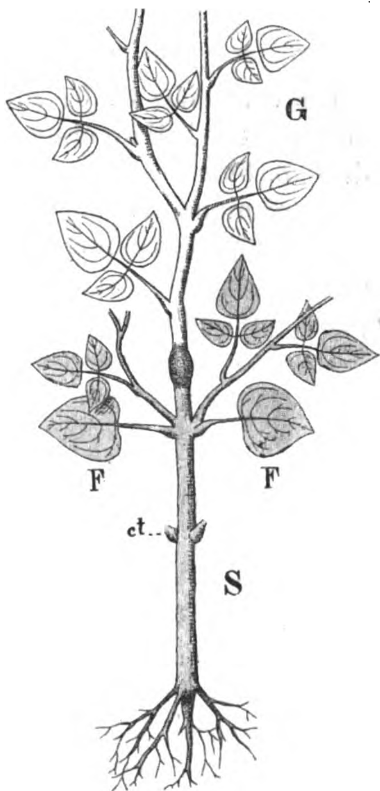


Fig. 2. — Représentation schématique de la greffe mixte. — G, greffon ; S, sujet, avec la base des cotylédons, ct, et ses deux feuilles primordiales, FF.

Les conditions nouvelles, dans lesquelles le sujet se trouve placé par la greffe mixte, agissent-elles sur la migration du composé cyanique conformément à cette théorie, soit en raison d'une production plus grande de ce composé dans les tissus du sujet, soit à cause de l'appel plus marqué exercé par le sujet, quand c'est le greffon qui élabore ce même corps?

Pour s'en rendre compte, il n'y avait qu'à prendre alternativement pour sujet le *Ph. lunatus* et l'un de nos Haricots indigènes. Dans le premier cas, on s'est servi de deux variétés ou races de *Ph. lunatus* ; dans le second, c'est encore le Haricot de Soissons qui a été employé.

Le greffage fut fait, comme dans les expériences précédentes, au-dessus des deux feuilles primordiales du sujet, et, à leur aisselle, on laissa se développer tantôt un, tantôt deux rameaux latéraux (Fig. schématique 2 et Fig. 3 et 4, d'après des photographies de plantes greffées).

A. — Haricot de Soissons sur *Ph. lunatus*.

Les deux variétés de *Ph. lunatus* employées comme sujets étaient, l'une le Haricot de Java à graine noire, l'autre le Haricot du Cap. Bien que la graine de ce dernier soit peu riche en composé cyanique, les feuilles n'en contiennent pas moins, comme on l'a vu précédemment, une proportion assez notable de ce composé ; en outre, cette race, mieux adaptée aux climats tempérés, présente l'avantage de donner des pousses vigoureuses.

Dans les expériences faites en 1906, l'analyse eut lieu avant la floraison des greffons; dans celle de 1907, on attendit que les greffons eussent développé et même parfois mûri leurs gousses.

Expériences de 1906. — 1° Cinq pieds de Haricot de Java greffés, à la fin du mois de mai, avec le Haricot de Soissons et examinés un mois après, portaient chacun, latéralement, à l'aisselle de l'une des deux feuilles primordiales, un rameau pourvu de 4 à 5 feuilles composées, mais dont les plus âgées n'avait pas encore atteint leurs dimensions définitives. Les racines, les tiges et les rameaux latéraux de ces deux sujets pesaient ensemble 38 grammes. Elles donnèrent naturellement de très fortes réactions de l'acide cyanhydrique.

Les greffons de Haricot de Soissons s'étaient ramifiés vers la base et portaient de nombreuses feuilles; leur poids était de 62 grammes. On ne put y déceler la présence du composé cyanique : par conséquent, bien que la branche latérale de *Ph. lunatus* eût élaboré une certaine quantité de ce composé, il n'avait pas émigré dans le greffon.

2° Cinq autres pieds de Haricot de Java, également greffés avec Haricot de Soissons, mais examinés un mois et demi après le greffage, portaient à l'aisselle de chacune des deux feuilles primordiales une branche feuillée (Fig. schématique 2). Les racines, les axes principaux et les branches latérales de ces cinq sujets pesaient ensemble 48 grammes. Le dosage de

l'acide cyanhydrique dans ces organes donna le chiffre de 0gr,018 (soit 0gr,038 p. 100).

Les greffons de Haricot de Soissons, du poids de 72 grammes, ne donnèrent pas d'acide cyanhydrique. Il n'y avait donc pas eu passage du composé cyanique du sujet dans le greffon.

Expériences de 1907. — Des plantes greffées à la fin du mois de mai n'ont été soumises à l'analyse que trois mois après. Sujets et greffons avaient atteint un grand développement; les premiers, formés soit par le Haricot de Java à graine noire, soit par le Haricot du Cap, portaient de jeunes fleurs; les seconds, constitués par le Haricot de Soissons, avaient produit des gousses en nombre variable et dont plusieurs étaient presque mûres. L'analyse a eu lieu sur chaque plante séparément; il suffira de citer les résultats fournis par quelques-unes d'entre elles.

Exemplaire n° 1. — Le sujet (Haricot de Java à graine noire) porte au-dessous du bourrelet une touffe de branches latérales (Fig. 3), pourvues de feuilles nombreuses encore bien vertes; avec la tige basilaire, ces rameaux pesaient 112 grammes, dont 54 pour les limbes foliaires. Au dosage, on trouve 0gr,042 d'acide cyanhydrique.

Le greffon a produit 10 gousses, dont 3 ont atteint leurs dimensions définitives, mais sont encore vertes ; elles pèsent 51 grammes. La tige et les feuilles ont un poids de 50 grammes. Ni les gousses, ni les organes végétatifs, analysés séparément, ne donnent trace d'acide cyanhydrique.

Exemplaire n° 2. — Le sujet (Haricot de Java à graine noire) présente également un rameau latéral bien développé (Fig. 4), pesant, avec ses feuilles, 96 grammes. Il donne 0gr,037 d'acide cyanhydrique.

Le greffon a perdu une partie de ses feuilles et porte 5 gousses, dont deux sont mûres. Ces fruits avec leurs graines offrent exactement les mêmes caractères que chez le Haricot de Soissons non greffé. Aucun de ces organes ne donne d'acide cyanhydrique.

Exemplaire n° 3. — Le sujet, de même nature que dans les deux cas qui précèdent, était pourvu de deux branches latérales

à peu près également développées (Fig. 5). Le greffon



Fig. 3. — Photographie d'un pied de *Phaseolus lunatus* greffé avec Haricot de Soissons. — A droite, *b*, bourrelet (paraissant assez gros à cause du mastic qui l'entoure); au-dessus du bourrelet, greffon constitué par le Haricot de Soissons portant des gousses; — à gauche, au-dessous du bourrelet, branches du sujet ou *Ph. lunatus* portant de nombreuses feuilles.

portait 7 gousses, dont plusieurs voisines de la maturité.

L'analyse fournit des résultats analogues aux précédents.

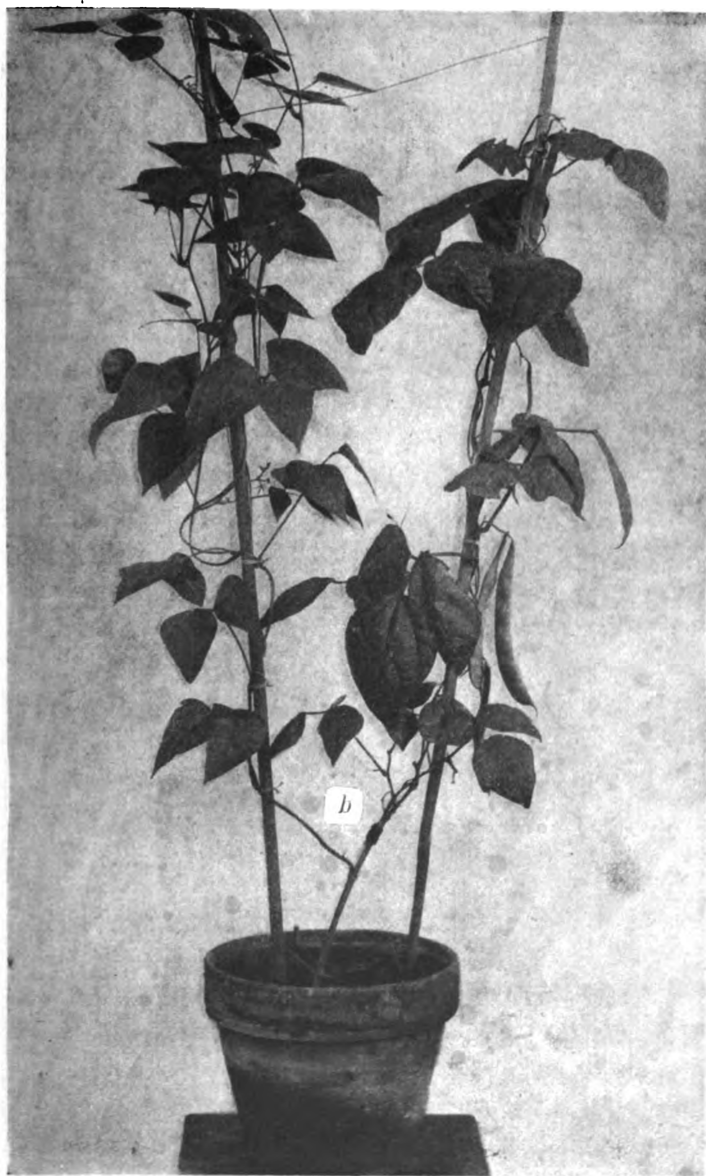


Fig. 4. — Photographie d'un pied de *Phaseolus lunatus* greffé avec Haricot de Soissons. — A droite, *b*, bourrelet, au-dessus duquel le greffon (H. de Soissons) porte des gousses ; — à gauche, au-dessous du bourrelet, une branche très développée, et née sur la tige principale constituée par le sujet.

Exemplaire n° 4. — Le sujet était formé par le Haricot du

Cap ; sa branche latérale feuillée, avec la tige basilaire, avait

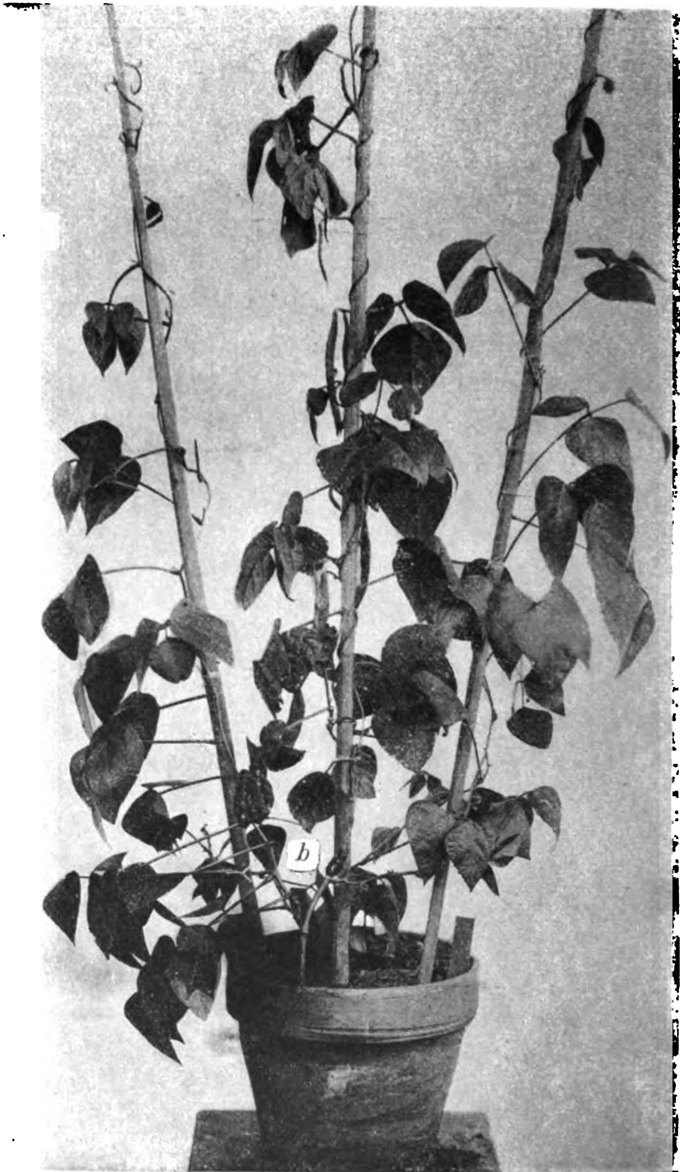


Fig. 5. — Photographie d'un pied de *Phaseolus lunatus* formant le sujet. — Au-dessus du bourrelet, *b*, le greffon constitué par le Haricot de Soissons forme le rameau médian de la figure et porte des gousses ; immédiatement au-dessous du bourrelet, à droite, rameaux constitués par le *Ph. lunatus* ; à gauche, à un niveau inférieur, rameaux constitués également par le *Ph. lunatus*.

un poids de 135 grammes, dont 70 pour les limbes foliaires.

Ceux-ci fournirent 0^{gr},022 d'acide cyanhydrique ; les axes avec les pétioles en donnèrent 0^{gr},012 : par conséquent un total de 0^{gr},034 pour l'ensemble du rameau.

Le greffon avait perdu presque toutes ses feuilles et portait 7 gousses mûres. Les graines ne renfermaient pas trace de composé cyanique.

B. — *Ph. lunatus* sur Haricot de Soissons ou Haricot d'Espagne.

Un certain nombre de greffes mixtes, inverses des précédentes, ont été faites en 1907, en prenant comme greffons des Haricots de Java. Pour savoir si le composé cyanique descendait dans le sujet, il était inutile de prolonger la durée de végétation au delà du temps nécessaire pour permettre au greffon de développer une quinzaine de feuilles.

On fit en sorte que le développement du sujet, avec son rameau latéral au-dessous du bourrelet, fût à peu près égal à celui du greffon. L'analyse eut lieu lorsque les rameaux de *Ph. lunatus* d'une part, ceux de Haricot de Soissons ou de Haricot d'Espagne d'autre part, pesaient respectivement de 40 à 50 grammes. Dans ces conditions, le composé cyanique s'était formé en assez grande quantité dans le greffon pour que le résultat de l'expérience fût absolument probant.

Or, en aucun cas, le sujet ne donna les réactions de l'acide cyanhydrique.

3° Greffe par approche.

Pour terminer ce qui a trait aux Haricots, je mentionnerai encore une expérience de greffe par approche, entre le Haricot du Cap et le Haricot de Soissons. Les tiges étaient longues d'environ 50 centimètres et portaient déjà quelques ramifications quand on les unit l'une à l'autre, à 30 centimètres du sol. Quoique lente, la soudure finit par se faire. La végétation des deux plantes était très vigoureuse. Lorsqu'elles eurent atteint l'une et l'autre près de 1 mètre de longueur, on supprima, au-dessous de la soudure, la partie basilaire de la tige du Haricot du Cap et, inversement, au-dessus de la soudure, la tige du

Haricot de Soissons; de façon que, finalement, le sujet était représenté, comme dans une greffe mixte, par le Haricot de Soissons portant des rameaux latéraux, et le greffon par le Haricot du Cap.

Au moment de la recherche de l'acide cyanhydrique, les diverses parties du sujet, y compris les jeunes gousses qu'il avait produites, pesaient 110 grammes ; elles ne donnèrent pas trace d'acide cyanhydrique.

Le greffon, très développé, portait six rameaux, avec 38 feuilles et de nombreuses fleurs en voie de formation ; le poids total était de 95 grammes, dont 49 pour les limbes foliaires seuls. Ceux-ci fournirent $0^{gr},024$ d'acide cyanhydrique, soit un taux de 0,048 p. 100, proportion plus élevée que celle trouvée dans plusieurs autres analyses faites avec des feuilles du Haricot du Cap non greffé, qui n'avaient pas donné plus de 0,040 p. 100.

Le greffage aurait-il eu pour conséquence, dans le cas actuel, une accumulation du composé cyanique dans le greffon ? On serait presque tenté de le supposer. Mais, sans aller jusque-là, on peut dire du moins que cette expérience est tout aussi contraire que les précédentes à l'hypothèse de la migration de ce composé.

§ II. — PLANTES LIGNEUSES.

Parmi les Rosacées, chez lesquelles j'ai signalé, l'an dernier (1), l'existence d'un glucoside cyanhydrique, se trouvent les genres *Photinia* et *Cotoneaster*, qui comprennent l'un et l'autre des espèces à feuilles caduques ou à feuilles persistantes. Dans ces deux genres, il y a des cas où le glucoside existe dans tous les organes végétatifs, racine, tige et feuille, et il en est d'autres où il fait défaut dans la racine. Chez toutes les espèces examinées, c'était la feuille qui en renfermait la plus forte proportion. Les quantités d'acide cyanhydrique fournies par les divers organes végétatifs, dans chacune des espèces employées comme sujet ou comme greffon, seront indiquées à propos des greffes étudiées.

(1) L. Guignard, *Nouveaux exemples de Rosacées à acide cyanhydrique* (C. R. Acad. des Sciences, t. CXLIII, 1906, p. 451).

Nous examinerons d'abord les greffes de *Photinia* et de *Cotoneaster* sur Cognassier (*Cydonia vulgaris* Pers.).

Mais, comme cette dernière espèce élabore aussi, d'une façon normale, un glucoside cyanhydrique, on se demandera sans doute, au premier abord, quel intérêt peut bien présenter l'étude de ces greffes au point de vue qui nous occupe. Pour le faire ressortir, il est nécessaire d'indiquer d'abord la répartition et la proportion du principe cyanique dans les différents organes du Cognassier.

Ce principe n'existe que dans les parties aériennes de la plante : la racine en est complètement dépourvue. Je n'ai pas dosé l'acide cyanhydrique dans les jeunes feuilles ; mais, au commencement de juillet, les feuilles adultes n'en ont donné que quelques milligrammes pour 100.

Dans les premiers jours d'octobre, les différentes parties d'un jeune arbre de 4 ans, très vigoureux, ont fourni les résultats qui suivent :

Les feuilles, à la dose de 100 grammes, ne donnèrent plus d'acide cyanhydrique, bien que l'époque de leur chute fût encore éloignée d'environ deux mois.

Avec l'écorce des rameaux de l'année qui portaient ces feuilles, on obtint $0^{gr},015$ p. 100 d'acide cyanhydrique ; avec des rameaux de deux ans, on n'en trouva plus que $0^{gr},001$ environ, et moins encore avec les rameaux de trois ans. Le composé cyanique est donc presque entièrement mis en réserve dans les rameaux de l'année, pour passer plus tard, vraisemblablement, dans les bourgeons qui se développeront au printemps suivant, ainsi qu'on le constate dans d'autres Rosacées à acide cyanhydrique.

Quant à la tige de l'échantillon dont il s'agit, laquelle avait un diamètre moyen de 3 centimètres et une hauteur de 2 mètres au-dessous de ses premières branches, on l'a divisée en deux parties égales. L'écorce de la moitié supérieure, pesant 87 grammes, ne donna qu'un précipité de Bleu de Prusse très minime, qui ne paraissait pas correspondre à plus de 1/20 de milligramme d'acide cyanhydrique ; celle de la moitié inférieure, du poids de 120 grammes, ne fournit plus, avec les premières portions du liquide distillé, que des traces à peine perceptibles de ce corps.

Des résultats presque identiques furent obtenus avec d'autres échantillons cultivés dans des sols différents.

On voit par là que, dans le *Cydonia vulgaris*, les branches qui ne portent plus de feuilles, et à plus forte raison la tige plus âgée, sont excessivement pauvres en composé cyanique. En outre, celui-ci disparaît complètement à la base de la tige, au voisinage de la racine.

Les observations que j'ai faites dans ces derniers temps sur les plantes ligneuses à glucoside cyanhydrique autorisent à admettre que ce composé accompagne presque toujours la chlorophylle, non seulement dans les feuilles, où il atteint son maximum, mais aussi dans l'écorce de la tige. En outre, tantôt il existe dans la racine, dépourvue de chorophylle, tantôt il y fait complètement défaut, sans qu'on puisse voir là une relation directe entre la présence ou l'absence de ce corps et le taux plus ou moins élevé qu'il présente dans les organes aériens. La comparaison du *Cotoneaster microphylla* et du *C. buxifolia* nous en fournira bientôt la preuve.

Mais, d'après les expériences de M. Treub sur le *Pangium* et surtout sur le *Phaseolus lunatus*, la chlorophylle n'agit que d'une façon indirecte sur la formation du composé cyanique, en ce sens qu'elle détermine d'abord la production des hydrates de carbone, dont la présence, conjointement avec celle des nitrates, est nécessaire pour que l'acide cyanhydrique prenne naissance. La cyanogenèse peut cependant s'effectuer, chez ces plantes, même à l'obscurité, à condition que l'on fournisse aux feuilles certains sucres et des nitrates.

La chlorophylle contenue dans l'écorce de la tige pouvant réaliser, comme dans la feuille, l'assimilation du carbone, il semble rationnel d'admettre que l'acide cyanhydrique peut également se former dans l'écorce. Toutefois, on vient de voir que, chez le Cognassier, la proportion d'acide cyanhydrique fournie par l'écorce des tiges âgées de deux ans ou plus, est extrêmement minime, malgré la présence d'une certaine quantité de chlorophylle. Chez d'autres plantes, comme on le verra plus loin, où les feuilles produisent une forte proportion de composé cyanique, l'écorce de la tige en renferme ordinairement une notable quantité, mais il n'est pas douteux que cette

dernière ne provienne presque entièrement de l'élaboration qui s'effectue dans les feuilles.

L'absence presque complète de principe cyanique dans la tige du Cognassier nous permet maintenant de supposer que le greffage, sur cette espèce, d'une autre Rosacée produisant une quantité notable de glucoside cyanhydrique pourra, tout aussi bien que les greffes des Haricots, nous renseigner sur la migration descendante de ce composé.

D'autre part, en raison même de la propriété que possède le Cognassier de former normalement un glucoside cyanhydrique, il était intéressant de rechercher si les glucosides du même genre, fabriqués par les greffons empruntés au *Photinia* et au *Cotoneaster*, circuleraient plus facilement dans cette plante que dans celles qui sont dépourvues de cette propriété. La migration de ces composés, surtout si leur nature est identique dans le greffon et le sujet, peut sembler, *a priori*, assez vraisemblable.

Il y a lieu de remarquer, à ce propos, que si la constitution des glucosides cyanhydriques est connue chez plusieurs Rosacées, elle ne l'est pas encore chez celles dont nous allons nous occuper. Mais leurs produits de dédoublement, dans lesquels l'acide cyanhydrique est toujours accompagné de glucose et d'aldéhyde benzylique, permettent de croire qu'ils sont représentés soit par l'amygdaline, dont la décomposition sous l'influence de l'émulsine fournit deux molécules de glucose, soit par la prulaurasine du Laurier-cerise qui ne donne qu'une seule molécule de glucose. Il est à remarquer, d'ailleurs, que dans les deux groupes auxquels appartiennent ces glucosides, on connaît déjà des isomères (1).

Quant à la répartition du glucoside cyanhydrique, quel qu'il soit, il y a lieu de remarquer que, dans le *Photinia serrulata* non greffé, ce composé existe dans tous les organes végétatifs. Par contre, dans la plupart des *Cotoneaster*, la racine en est dépourvue. En tout cas, qu'il s'agisse de la tige ou de la racine, quand celle-ci n'en est pas privée, c'est dans l'écorce qu'il est presque entièrement localisé. Par conséquent, il suffisait,

(1) E. Bourquelot et H. Hérissey, *Isomérie dans les glucosides cyanhydriques, etc.* Journ. de Pharm. et de Chim., 12 juillet 1907).

dans nos observations, d'enlever l'écorce pour y rechercher ou doser l'acide cyanhydrique.

1° *Photinia serrulata* Lindl. sur Cognassier.

Le *Ph. serrulata*, arbuste ou petit arbre d'ornement très répandu, comme on sait, dans les parcs et les jardins, possède des feuilles coriaces et persistantes, qui ressemblent par leurs dimensions à celles du Laurier-cerise. Tous les organes végétatifs, y compris la racine, renfermant un glucoside cyanhydrique, l'analogie avec le Laurier-cerise est complète sous ce rapport (1).

Mais le *Photinia* présente des variations beaucoup plus grandes que le Laurier-cerise, suivant l'origine des échantillons, au point de vue de la quantité d'acide cyanhydrique fourni par les feuilles (2) et les autres organes. Chez les individus cultivés dans des conditions analogues, ces variations sont un peu moins prononcées : or, c'était précisément le cas de ceux qui ont servi à mes recherches sur la greffe.

On a examiné à la même époque, en octobre, des exemplaires de *Ph. serrulata* francs de pied et des exemplaires greffés. Bien que les résultats obtenus quant à la quantité d'acide cyanhydrique puissent être, comme on vient de le faire remarquer, assez variables pour un même organe d'un individu à l'autre, la chose n'a pas grande importance au point de vue qui nous occupe, car l'essentiel est de constater que les différentes parties de cette espèce renferment une proportion relativement élevée de composé cyanique.

C'est ainsi que, pour les individus francs de pied âgés de 3 ou 4 ans, les feuilles de l'année (3) donnaient un taux d'acide cyanhydrique compris généralement entre $0^{gr},080$ et

(1) Dans les variétés le plus ordinairement cultivées du Laurier-cerise, les feuilles fraîches peuvent donner un taux d'acide cyanhydrique qui est généralement compris entre 0,130 à 0,180 p. 100; avec les racines, il varie en moyenne de 0,020 à 0,030 p. 100.

(2) J'ai indiqué quelques-unes de ces variations dans ma Note de l'an dernier sur les Rosacées.

(3) La proportion d'acide cyanhydrique varie avec l'âge des feuilles; celles de deux ans sont moins riches que celles d'un an. Dans les feuilles rosées du printemps, lorsqu'elles n'ont encore que le quart ou le tiers de leurs dimensions définitives, on trouve jusqu'à 0,170 p. 100 d'acide cyanhydrique.

$0^{gr},095$ p. 100; avec le mélange de l'écorce des différents rameaux de la tige, ce taux variait de $0^{gr},045$ à $0^{gr},060$; avec celui de l'écorce des racines, il atteignait parfois jusqu'à $0^{gr},090$ p. 100, chiffre plus élevé que celui que l'on obtient avec l'écorce des racines de même âge dans les variétés ordinaires du Laurier-cerise.

L'étude des greffes du *Photinia* sur Cognassier a porté sur trois exemplaires très vigoureux, hauts de $1^{m},50$ en moyenne et abondamment ramifiés. Le greffage avait été fait à une distance de 5 à 6 centimètres de la racine du sujet (fig. 6). Le sujet avait 4 ans et le greffon 3 ans.

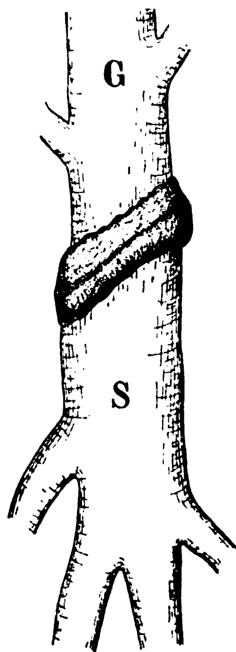


Fig. 6. — Greffe *tinia serrulata*, G, sur Cognassier, S. — Le greffon et le sujet sont dépouillés de leur écorce, sauf à la surface et au voisinage de la soudure. — Demi-grandeur naturelle.

Chez ces trois arbustes, l'écorce de la partie aérienne du sujet, prise au-dessous du bourrelet, à une distance d'un centimètre à peine de la soudure, ne donna pas trace d'acide cyanhydrique. Comme on pouvait le prévoir après ce résultat complètement négatif, il en fut de même avec l'écorce de la racine.

Sur les greffons, l'écorce fut enlevée au-dessus du bourrelet, à un centimètre de la soudure, sur la tige principale. Le dosage de l'acide cyanhydrique donna les chiffres suivants pour cette écorce et pour les feuilles :

Exemplaire n° 1. — Écorce de la tige, $0^{gr},064$ p. 100. — Feuilles de l'année, $0^{gr},070$ p. 100.

Exemplaire n° 2. — Écorce de la tige, $0^{gr},078$ p. 100. — Feuilles de l'année, $0^{gr},082$ p. 100.

Exemplaire n° 3. — Écorce de la tige, $0^{gr},051$ p. 100. — Feuilles de l'année, $0^{gr},115$ p. 100.

Ces chiffres montrent que la quantité de composé cyanique contenu dans l'écorce de ces greffons, immédiatement au-dessus du bourrelet correspondant à la soudure, était très élevée, puisque, dans les deux premiers cas, elle atteignait

presque celle qui existait dans les feuilles. Et, pourtant, aucune trace de ce composé ne pouvait être décelée dans le sujet. C'est un exemple frappant de la différence qui se manifeste brusquement dans le contenu de l'écorce au-dessus et au-dessous de la soudure.

2° *Cotoneaster frigida* Wall. sur Cognassier.

Dans le *C. frigida*, le glucoside cyanhydrique ne se rencontre que dans la feuille et la tige.

Au mois de juillet, les feuilles d'un individu franc de pied, cultivé au Muséum d'histoire naturelle, ont fourni 0gr,045 p. 100 d'acide cyanhydrique; l'écorce de la tige en donna 0gr,016 p. 100. Au mois de septembre, avec un autre individu de la même espèce également franc de pied et provenant des pépinières de M. Croux, on a obtenu 0gr,058 p. 100 d'acide cyanhydrique pour les feuilles, et 0gr,020 p. 100 pour l'écorce de la tige.

Trois échantillons de *C. frigida* greffé sur *Cydonia* ont été examinés au mois de septembre.

Exemplaire n° 1. — Arbuste à tige courte.

Le greffage sur la tige du Cognassier avait été fait à 15 centimètres au-dessus de la racine. Cette tige avait un diamètre de 3 centimètres. Au-dessus de la soudure, celle du *Cotoneaster* offrait une épaisseur un peu moindre et portait ses premières ramifications à 20 centimètres plus haut. L'arbuste, très vigoureux, avait encore toutes ses feuilles et était chargé de fruits rouges à la fin de septembre.

Sur le sujet, on enlève l'écorce au-dessous du bourrelet à une distance d'environ 1 centimètre de la ligne de soudure. Le parenchyme cortical présente une teinte verdâtre, qui s'atténue vers le bas et disparaît sur les racines.

La recherche de l'acide cyanhydrique, faite sur 20 grammes de cette écorce, donne un résultat négatif (à plus forte raison en est-il de même avec le bois de la tige ou de la racine de ce porte-greffe).

Sur le greffon, on détache l'écorce au-dessus du bourrelet jusqu'à une hauteur suffisante pour en avoir une vingtaine de grammes. On ne laisse donc sur la tige que la partie de l'écorce recouvrant le bourrelet sur une longueur d'environ 2 centi-

mètres. (La figure 6, quoique empruntée à une autre plante, peut servir également, dans le cas actuel, à montrer cette partie de l'écorce en place sur le bourrelet).

La proportion d'acide cyanhydrique obtenue a été de 0,048 p. 100. Or, on a vu précédemment que l'écorce d'un individu franc de pied n'en avait donné, à la même époque, que 0,020 p. 100. Au premier abord, on pourrait être tenté de supposer que le composé cyanique, arrêté au niveau du bourrelet, s'était accumulé dans la tige du greffon. Il est possible qu'il en soit ainsi; mais il ne faut pourtant pas oublier que les plantes à acide cyanhydrique présentent souvent, comme on l'a vu, des variations individuelles considérables. L'exemple qui va suivre nous en donnera une nouvelle preuve.

Quant aux feuilles de cette greffe de *Cotoneaster*, elles donnaient 0,060 p. 100 d'acide cyanhydrique, bien que la saison fût déjà assez avancée et qu'il s'agît d'une espèce à feuilles caduques, mais où leur chute n'a lieu que très tardivement, après les premières gelées.

Exemplaire n° 2. — Arbuste à tige longue de 1m,50 au-dessous des ramifications.

Le greffage sur Cognassier avait eu lieu à la hauteur de 55 centimètres; le tiers inférieur de la tige était constitué par le sujet et les deux tiers supérieurs appartenaient au greffon (fig. 7). Le sujet avait en moyenne 2 centimètres et demi de diamètre, le greffon 2 centimètres à peine dans la région inférieure ; le premier était âgé de 3 ans et le second de 2 ans.

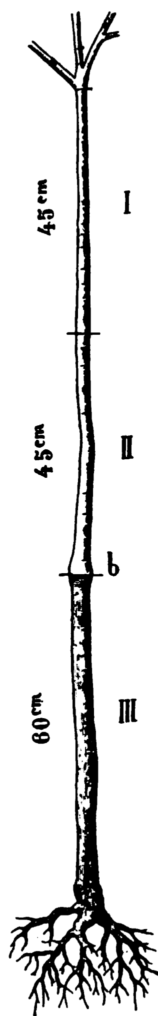


Fig. 7. — Greffe de *Cotoneaster frigida* sur Cognassier : I et II, parties de la tige formée par le greffon ; *b*, bourrelet ; III, partie de la tige constituée par le sujet.

L'écorce du sujet, à partir de la racine jusqu'au bourrelet, offrait une teinte verdâtre et pesait 45 grammes.

Le liquide distillé pour rechercher l'acide cyanhydrique donna la réaction du Bleu de Prusse, mais faiblement, et, autant qu'on

en peut juger par la méthode colorimétrique, la quantité totale d'acide cyanhydrique ne devait pas dépasser 1/20e de milligramme. Cette très faible quantité provenait-elle de la migration du composé cyanique du greffon dans le sujet? On peut répondre négativement, parce que, sur la tige du sujet, s'étaient développés au printemps des rameaux feuillés, qui renfermaient nécessairement, comme ceux du Cognassier franc de pied, une certaine quantité de glucoside cyanhydrique. La tige qui les portait pouvait donc avoir conservé des traces de ce corps pendant un certain temps, même après la suppression des gourmands. C'est là, je crois, la véritable explication du fait observé, d'autant qu'elle trouve un point d'appui très solide dans le résultat obtenu avec l'échantillon n° 1, où, malgré la présence d'une quantité très élevée de glucoside cyanhydrique dans le greffon, le sujet n'avait pas donné la moindre trace de Bleu de Prusse.

Peut-on supposer que le composé cyanique élaboré dans le greffon soit détruit au fur et à mesure qu'il descend et pénètre dans le sujet? S'il en était ainsi, il serait bien étonnant qu'on ne rencontrât que des traces d'acide cyanhydrique dans le sujet, quand toutefois on peut en déceler la présence.

La partie de la tige constituée par le greffon, longue de 90 centimètres, a été divisée en deux moitiés d'égale longueur (fig. 7, I et II). On a enlevé séparément l'écorce de la partie inférieure, voisine du bourrelet, et celle de la partie supérieure, voisine des ramifications terminales de la tige, de façon à avoir deux lots de même poids; chacun d'eux pesait 17 grammes.

Avec le premier lot, fourni par la partie inférieure, la proportion d'acide cyanhydrique obtenue fut de 0,007 p. 100; avec le second lot, elle s'éleva à 0,025 p. 100, en raison de la plus grande proximité des rameaux feuillés.

La moyenne, de 0,016 p. 100 pour l'ensemble de la tige de ce greffon, était donc un peu moindre que celle indiquée précédemment pour un individu franc de pied, de même âge et examiné à la même époque; elle était surtout bien inférieure à celle qu'avait fournie le greffon de la plante n° 1. Mais, outre les variations individuelles, une autre cause avait pu occasionner cette diminution : par suite d'un accident, la tige ne portait

plus, depuis un certain temps, que trois petites branches feuillées.

En somme, les deux exemples dont il vient d'être question semblent bien, comme celui du *Photinia*, autoriser à conclure que le composé cyanique ne descend pas du greffon dans la partie de la tige constituée par le porte-greffe.

3° *Cotoneaster microphylla* Wall. sur *C. frigida*.

On ne sait pas encore si le glucoside cyanhydrique qui se trouve en très petite quantité, comme on l'a vu, dans le Cognassier, est identique à celui qui existe dans le *Cotoneaster frigida*, et l'on peut supposer que, dans les greffes dont il vient d'être question, l'absence de migration descendante du glucoside élaboré par le *Cotoneaster* est peut-être due à ce qu'il n'a pas la même constitution que celui du Cognassier.

Cette hypothèse n'a évidemment plus de raison d'être dans le cas de la greffe d'une espèce de *Cotoneaster* sur une autre espèce du même genre, car il n'est pas douteux que les différentes espèces de ce genre ne renferment le même glucoside. C'est la raison pour laquelle il a paru bon de rechercher ce qui se passe dans un cas de cette nature.

On a choisi pour cette recherche des greffes de *C. microphylla* sur *C. frigida*. Mais avant de faire connaître les résultats obtenus, il est nécessaire d'indiquer les quantités d'acide cyanhydrique fournies par un échantillon de *C. microphylla* franc de pied, de même âge et examiné à la même époque que les greffes, à l'automne.

Dans le genre auquel elle appartient, cette dernière espèce est une des plus riches en composé cyanique ; en outre, celui-ci se rencontre dans tous les organes végétatifs, y compris la racine, ce qui n'est pas le cas ordinaire chez ces plantes.

Le taux d'acide cyanhydrique obtenu avec les feuilles, qui sont persistantes, s'est élevé dans plusieurs dosages à 0gr,120 p. 100; avec l'écorce des rameaux de 1 à 3 ans, il était en moyenne de 0,050 p. 100; avec celle des racines de même âge, il descendait à 0,018 p. 100 (1).

(1) Parmi les espèces du genre *Cotoneaster*, au nombre d'une douzaine, que j'ai examinées l'an dernier, c'est le *C. buxifolia* Wall. qui a donné la plus

Voyons maintenant les résultats de l'analyse des différentes parties des plantes greffées.

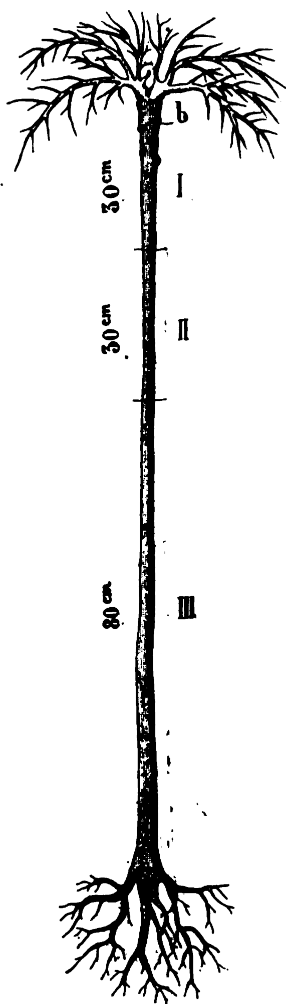


Fig. 8. — Greffe de *Cotoneaster microphylla* sur *C. frigida*. — La tige est constituée sur toute sa longueur par le sujet ; au-dessous du bourrelet, *b*, elle montre des cicatrices de gourmands. Les deux greffons, situés côte à côte, sont très ramifiés.

Exemplaire n°1. — La tige, ou sujet, constituée par le *C. frigida* (Fig. 8) était âgée de 3 ans et présentait une hauteur de 1^{m},40 au-dessous du bourrelet. Le greffage en fente avait été pratiqué au printemps de la seconde année avec deux ramuscules de *C. microphylla*, qui s'étaient développés avec vigueur et ramifiés en une touffe de branches en parasol au sommet de la tige.

Vers la base, la tige avait un diamètre de 2 centimètres et demi ; vers le milieu son épaisseur ne dépassait pas 2 centimètres, mais elle allait ensuite en augmentant sensiblement à la partie supérieure, au voisinage du bourrelet (fig. 8, I). Dans cette région, elle portait des cicatrices provenant de la suppression d'assez nombreux gourmands qui s'étaient formés et avaient pris un certain développement après le greffage.

Il était à prévoir que la recherche de l'acide cyanhydrique dans la tige

forte proportion d'acide cyanhydrique avec les feuilles : dans un cas on en a obtenu, en juillet, 0,129 p. 100, et dans un autre cas, en octobre, 0,171 p. 100. Ce dernier chiffre n'est souvent pas plus élevé avec les feuilles de Laurier-cerise. Mais l'écorce des rameaux de 1 à 3 ans en donnait seulement, en octobre, 0,025 p. 100, par conséquent une fois moins que celle du *C. microphylla*. Quant à la racine, elle s'est montrée, dans tous les échantillons, étudiés, entièrement dépourvue de principe cyanique. Il est curieux de voir, sous ce rapport, une différence absolue entre le *C. buxifolia* et le *C. microphylla* qui représentent pourtant deux espèces très voisines par les caractères morphologiques.

donnerait un résultat positif. D'une part, cette tige encore jeune, puisquelle n'avait que 3 ans, étant constituée par le *C. frigida*, qui renferme normalement le composé cyanique dans son écorce verte, devait vraisemblablement avoir conservé une certaine quantité de ce composé, bien qu'elle fût dépourvue de ses feuilles propres. D'autre part, le greffon, élaborant en forte proportion un glucoside identique à celui du sujet, pouvait avoir cédé à ce dernier une partie de ce glucoside.

L'analyse des feuilles du greffon donna 0,092 p. 100 d'acide cyanhydrique, et celle de l'écorce des rameaux 0,060 p. 100. Les feuilles étaient donc sensiblement moins riches en principe cyanique que celles de l'échantillon franc de pied, tandis que l'inverse s'observait pour l'écorce des rameaux.

La tige du sujet a été divisée en trois parties : la première, voisine du bourrelet et renflée vers le haut, d'une longueur de 30 centimètres, la seconde de la même longueur, la troisième de 80 centimètres (fig. 8, I, II, III). L'analyse fut faite séparément sur l'écorce de chacune de ces parties. Avec l'écorce de la première, pesant 11 grammes, on obtient une proportion d'acide cyanhydrique égale à 0,013 p. 100; avec celle de la seconde, du poids de 20 grammes, le taux fut de 0,002 p. 100 (exactement 0,0027); avec celle de la troisième, qui pesait 61 grammes, il était presque identique (exactement $0^{gr},0026$).

Il y avait par conséquent, au point de vue de la quantité relative de principe cyanique, une différence très marquée entre la partie supérieure et le reste de la tige : d'où l'on pouvait conclure que ce principe était descendu du greffon dans le sujet.

Si l'on tient compte du poids des trois lots d'écorce et des quantités respectives d'acide cyanhydrique fournies par eux, on trouve que la moyenne, pour l'ensemble de la tige, était voisine de 0,005 p. 100, alors que, dans les tiges du *C. frigida* non greffées, on avait dosé comme on l'a vu précédemment, dans un cas $0^{gr},016$ p. 100 et dans un autre $0^{gr},020$ p. 100 d'acide cyanhydrique. Cette différence s'explique par ce fait que, dans l'échantillon greffé, la tige du *C. frigida* se trouvait dépourvue de ses feuilles propres et n'avait pu recevoir de celles-ci le composé cyanique qu'elles élaborent dans les conditions normales. Le greffon de *C. microphylla* paraissait donc n'avoir

cédé au sujet qu'une petite proportion de ce composé.

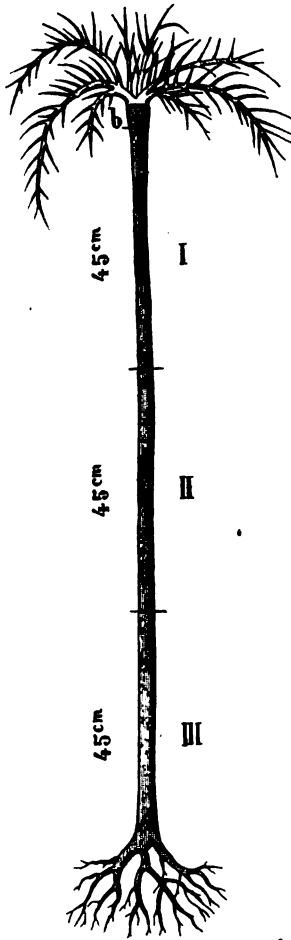


Fig. 9. — Greffe de *Cotoneaster microphylla* sur *C. frigida.* — La tige ou sujet est lisse, dépourvue de cicatrices de gourmands au sommet. Au-dessus du bourrelet, *b*, les deux greffons sont semblables à ceux de la figure précédente.

L'existence de cette migration descendante n'était pourtant pas sans laisser un certain doute, en raison de la présence des gourmands feuillés à la partie supérieure du sujet pendant la première année de végétation du greffon. On pouvait, en effet, se demander si l'excès d'acide cyanhydrique observé dans la partie supérieure de la tige, par rapport à la quantité trouvée dans les parties sous-jacentes, ne provenait pas des gourmands eux-mêmes. Pour savoir à quoi s'en tenir à cet égard, on a examiné un autre pied greffé, sur lequel aucun développement de gourmands n'avait eu lieu.

Exemplaire n° 2. — Comme dans le cas précédent, le sujet avait 3 ans et portait deux greffons âgés de 2 ans, abondamment ramifiés (fig. 9). Son écorce était lisse et sans cicatrices. A la partie supérieure, au-dessous du bourrelet, cette tige n'offrait pas le renflement signalé dans le premier échantillon. Sa longueur était de 1^{m},35 et son diamètre, uniforme, de 2 centimètres. De nombreux fruits rouges couvraient les ramifications des greffons (1).

Avec les feuilles des greffons, on obtint 0^{gr},076 p. 100 d'acide

(1) On a vu précédemment que, dans les drupes mûres du Laurier-cerise, comme dans celles d'autres Amygdalées, la pulpe ne contient plus de principe cyanique. Il en est autrement pour celle des fruits mûrs du *C. microphylla*, qui nous a donné 0,016 p. 100 d'acide cyanhydrique.

cyanhydrique, et, avec l'écorce des rameaux, $0^{gr},038$ p. 100. Ces deux sortes d'organes étaient donc moins riches en principe cyanique que ceux de la première plante examinée.

La tige du sujet a été divisée en trois parties égales, chacune de $0^{m},45$ de longueur (Fig. 9, I, II, III). L'écorce de la partie supérieure, pesant 28 grammes, donna $0^{gr},021$ p. 100 d'acide cyanhydrique ; celle de la partie moyenne, pesant 27 grammes, en fournit $0^{gr},006$ p. 100 ; avec celle de la partie inférieure, du poids de 32 grammes, on en obtint $0^{gr},005$ p. 100.

Cette tige était par conséquent plus riche en composé cyanique que celle de l'échantillon n° 1, le taux moyen de l'acide cyanhydrique, pour l'ensemble de son écorce, s'élevant à près de 0,011 p. 100.

On remarquera en outre, que dans ce second exemplaire, c'est encore la partie supérieure de la tige qui en fournit la proportion la plus élevée. Comme elle n'avait pas porté de gourmands, la migration descendante du composé cyanique fabriqué dans le greffon ne laissait plus aucun doute.

Il eût été intéressant de rechercher ce qui se passe quand une espèce de *Cotoneaster*, renfermant, comme les précédentes, un glucoside cyanhydrique, a été greffée sur une autre espèce du même genre totalement dépourvue de ce glucoside. Mais les espèces de *Cotoneaster* qui n'élaborent pas de principe cyanique paraissent assez rares et, en tout cas, sont encore peu répandues dans les cultures. A cette catégorie appartiennent, d'après mes observations, le *C. angustifolia* Franchet, de la Chine, introduit depuis peu de temps dans les collections et dont j'ai reçu des échantillons de MM. Ph. et M. de Vilmorin. Il est à croire que, greffé avec des espèces à acide cyanhydrique, il donnerait à l'analyse le même résultat négatif que le Haricot vulgaire greffé avec le *Ph. lunatus*.

J'ai étudié aussi, au commencement de novembre, des greffes de trois espèces de *Cotoneaster* sur *Cratægus*, qui m'ont été envoyées par MM. Simon-Louis de leurs pépinières des environs de Metz. C'étaient des espèces à feuilles caduques.

Dans le *Cratægus Oxyacantha* employé comme sujet, l'écorce de la tige, examinée à la même époque, ne donnait pas trace

d'acide cyanhydrique, même quand on la prenait sur les rameaux de l'année. Il est à peine besoin d'ajouter que le résultat était tout aussi négatif avec la racine. Dans des recherches déjà très anciennes, Wicke (1) n'avait obtenu de l'acide cyanhydrique, et seulement en très minime quantité, qu'avec les très jeunes pousses de cette plante ; plus tard, ni les feuilles, ni les rameaux ne fournissaient la réaction du Bleu de Prusse.

4° *Cotoneaster bacillaris* Wall. sur *Cratægus*.

L'arbuste avait perdu presque toutes ses feuilles et celles qui restaient encore étaient jaunies et en nombre insuffisant pour un dosage d'acide cyanhydrique. Je ne puis donc mentionner ici que le résultat obtenu en juillet 1906, avec un échantillon cultivé au Muséum, à Paris : les feuilles de cet échantillon avaient donné 0,057 p. 100 d'acide cyanhydrique.

Dans l'exemplaire greffé, le sujet était représenté par une tige de 20 centimétres de hauteur au-dessus de la racine ; il avait une épaisseur de $1^{cm},5$ et était âgé de 4 ans. Le greffon présentait immédiatement au-dessus de la soudure trois branches de $0^{m},75$ à 1 mètre de hauteur, ne portant qu'un petit nombre de ramifications, qui étaient âgées de 2 ans.

L'écorce du sujet ne donna pas la plus faible réaction de l'acide cyanhydrique.

L'écorce du greffon, enlevée sur toute la longueur des branches, en même temps que les bourgeons, en a fourni 0,119 p. 100. Le principe cyanique s'était donc accumulé en très forte proportion, dans l'écorce de cette espèce, qui n'en avait pourtant pas cédé la moindre trace au porte-greffe.

5° *Cotoneaster affinis* Lindl. sur *Cratægus*.

Cet exemplaire portait encore ses feuilles, dont la chute normale est lente et n'a lieu qu'après les premiers froids. Sa hauteur était de $1^{m},40$.

La partie de la tige constituée par le sujet avait 18 centimètres de long ; elle était âgée de 7 ans. — Le greffon, qui se ramifiait, à 19 centimètres au-dessus du bourrelet, en de nombreuses branches, avait 3 ans.

(1) Wihl. Wicke, *Ueber das Vorkommen des Amygdalins* (Ann. der. chem. u. Pharm., t. LXXIX, p. 79, 1851).

L'écorce du sujet ne donna pas trace d'acide cyanhydrique.

L'écorce du greffon, prélevée sur les rameaux de différents âges, en fournit $0^{gr},040$ p. 100.

Quoique encore bien vertes pour la plupart, les feuilles ne donnaient plus que 0,008 p. 100 d'acide cyanhydrique. Au mois de juillet, avec celles d'un pied de la même espèce cultivée au Muséum, on en avait obte u 0,098 p. 100. Malgré les différences individuelles fréquentes dans ce genre de plantes, il n'est pas douteux que les feuilles du greffon avaient perdu, en novembre, une bonne partie de leur composé cyanique.

6° ***Cotoneaster acutifolia* Lindl. sur *Cratægus*.**

L'échantillon, de 1 mètre de hauteur, ne portait plus que quelques feuilles sèches et un certain nombre de fruits noirs et mûrs (1).

Le sujet, d'une hauteur de 5 centimètres seulement au-dessus de la racine, avait un diamètre de 4 centimètres et était âgé de 8 ans. — Le greffon, ramifié immédiatement au-dessus du bourrelet, formait un arbuste très touffu, dont les branches les plus âgées avaient 4 ans.

L'écorce du sujet ne fournit pas trace d'acide cyanhydrique.

L'écorce du greffon, prise sur les rameaux de toutes dimensions, en donna 0,021 p. 100, et celle des rameaux de l'année, analysée à part, 0,038 p. 100.

Quant aux feuilles, elles n'avaient pu être examinées en temps opportun ; mais il est à croire qu'elles doivent être assez pauvres en composé cyanique.

Je n'ai pas étudié chez les plantes ligneuses, comme je l'ai fait chez les Haricots, la greffe inverse de celle dont il vient d'être question. C'est une recherche que je me propose de faire. Il y a tout lieu de penser qu'elle conduira aux mêmes résultats que la greffe du Haricot indigène sur le Haricot acide cyanhydrique.

(1) La pulpe de ces fruits, de saveur fade, ne donnait pas d'acide cyanhydrique, contrairement à celle des baies du *C. microphylla*.

CONCLUSIONS

Nous pouvons maintenant énoncer brièvement les conclusions essentielles qui nous paraissent découler des expériences précédentes.

Lorsqu'une plante à glucoside cyanhydrique est greffée sur une autre plante dépourvue de ce composé, ou inversement, il n'y a aucun transport de ce glucoside, ni du greffon dans le sujet, ni du sujet dans le greffon.

Il semble pourtant que, si cette migration pouvait avoir lieu dans un sens ou dans l'autre, on aurait dû la constater chez les espèces de Haricots employées dans nos expériences, d'autant qu'elles présentaient entre elles des affinités botaniques plus grandes que plusieurs des Solanées chez lesquelles on croit avoir démontré la migration des alcaloïdes. Les Solanées dont on a étudié la greffe réciproque appartenaient, en effet, à des espèces des genres *Atropa* et *Datura*, greffées avec des représentants des genres *Solanum* et *Lycopersicum*. Et cependant, malgré les affinités plus étroites des espèces de *Phaseolus* entre elles, les résultats ont toujours été complètement négatifs.

L'autonomie fonctionnelle du greffon et du sujet n'est pas moins évidente chez les Rosacées dont il a été question, nonobstant le caractère physiologique qu'elles possèdent en commun de pouvoir élaborer des glucosides fournissant les mêmes produits de dédoublement. Si les glucosides du *Photinia*, des *Cotoneaster* et du *Cydonia* ne sont pas identiques, ce qu'on ne sait pas encore, du moins n'est-il pas douteux qu'ils remplissent le même rôle dans ces divers genres de végétaux. Il y a moins de différence entre ces genres qu'entre des espèces telles que le *Ph. lunatus* et le *Ph. vulgaris*.

Cependant, bien que le composé cyanique, qui représente un élément normal chez ces Rosacées, semble pouvoir circuler plus facilement d'un individu à l'autre après le greffage, nous voyons que le *Photinia* et les *Cotoneaster*, entés sur le Cognassier, ne cèdent pas de composé cyanique à ce dernier.

Les choses se passent comme si les tissus du Cognassier, habitués en quelque sorte, soit à la nature spéciale du glucoside qu'ils

fabriquent, dans l'hypothèse où ce composé n'est pas identique à celui du *Photinia* ou des *Cotoneaster*, soit à une dose déterminée de ce glucoside, dans le cas où il est le même pour les trois genres, ne pouvaient s'accommoder ni d'un autre composé cyanique, ni d'une proportion du même composé plus élevée que celle qu'ils élaborent dans les conditions normales.

Peut-être objectera-t-on que, chez les greffes du *Ph. lunatus* sur le Haricot vulgaire, ou chez celles du *Photinia* et des *Cotoneaster* sur Cognassier ou sur *Cratægus*, l'absence de composé cyanique dans le Haricot vulgaire et dans ces deux derniers porte-greffes tient à ce que, ne pouvant l'utiliser pour leur nutrition, il possèdent le pouvoir de le détruire au fur et à mesure qu'il pénètre dans leurs tissus? Mais cette hypothèse n'offre pour le moment aucun point d'appui, et alors même qu'elle serait fondée, il n'en resterait pas moins établi que, dans le cas actuel, l'influence réciproque des deux espèces greffées l'une sur l'autre est nulle.

C'est seulement lorsque les deux espèces greffées appartiennent au même genre et produisent le même glucoside, comme dans le cas du *Cotoneaster frigida* et du *C. microphylla*, que la migration de ce corps peut être constatée.

Ainsi donc, malgré les échanges de matières qui s'effectuent pour la nutrition et le développement des individus associés par le greffage, certaines substances peuvent rester localisées dans l'un ou l'autre des conjoints : c'est là un fait que l'étude des plantes à acide cyanhydrique me paraît mettre très nettement en évidence. Dans la symbiose artificielle que réalise le greffage, chacune d'elles conserve son chimisme propre et son autonomie.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DU GENRE

PACHYPODIUM

Par MM. COSTANTIN et BOIS

Le genre *Pachypodium* est composé d'arbres et d'arbustes épineux de la famille des Apocynacées, dont les variations de port sont assez intéressantes et contribuent à caractériser la végétation de certaines contrées africaines, notamment diverses parties de la région continentale tropicale, Madagascar et la région du Cap. Ces plantes ont plusieurs aspects très différents : tantôt leur tige est simple, épaisse, charnue, cactiforme rappelant une sorte de Cierge ; tantôt leur tronc se raccourcit beaucoup, devient plus ou moins ventru ou donne des branches qui s'enchevêtrent en buissons épineux à la surface du sol ; ailleurs enfin, la plante se réduit à une sorte de gros tubercule court, ligneux, difforme poussant entre les rochers, pesant jusqu'à 20 kilogrammes.

L'aspect tout à fait remarquable de ces plantes a contribué déjà depuis longtemps à attirer l'attention sur elles ; malgré cela leur étude est loin d'être complète et il y a encore lieu d'apporter des documents nouveaux pour rédiger leur histoire.

On connaît actuellement dix-sept espèces appartenant aux zones géographiques suivantes : 1° Madagascar, dix espèces qui sont *P. rosulatum* Baker, *cactipes* Schumann, *Rutenbergianum* Vatke, *Lamerei* Drake, *brevicaule* Baker, *densiflorum* Baker, et quatre nouvelles espèces dont nous donnons la description dans cette note, *P. Geayi*, *ramosum*, *Baroni* et *Drakei* ; 2° Afrique tropicale, une espèce, le *P. Lealii* Welwitsch; 3° Afrique australe, six espèces : *P. succulentum* De Candolle, *bispinosum* De

Candolle, *namaquanum* Welwitsch, *tuberosum* Lindley, *giganteum* Engler et *Saundersii* N. E. Brown.

Plusieurs de ces espèces sont imparfaitement connues ; souvent certaines parties importantes du végétal n'ont pas été rencontrées : on a longtemps ignoré, par exemple, les feuilles du *P. Rutenbergianum ;* on n'a jamais rencontré jusqu'ici la corolle du *P. giganteum* ; le *P. Lamerei* enfin n'a été également que très imparfaitement décrit.

On conçoit, d'après cela, que les divers auteurs qui ont eu l'occasion de s'occuper de ces espèces n'aient pas toujours pu les classer d'une manière définitive.

Bentham et Hooker ont distingué deux sections dans le genre : *Eupachypodium* et *Adeniopsis* ; Schumann a conservé ces deux divisions en leur ajoutant une troisième qu'il a désignée sous le nom de *Gymnopus*.

L'examen des échantillons authentiques que nous avons pu étudier nous a conduit à chercher à vérifier le bien fondé des divisions précédentes ; nous avons été amenés ainsi à reconnaître qu'elles ne conduisent pas toujours à une distinction certaine. Dans les *Eupachypodium*, nous avons constaté que les glandes du disque étaient souvent presque aussi développées que dans les *Adeniopsis*, en particulier dans le *P. bispinosum* ; dans le *P. succulentum* les glandes existent, elles sont un peu plus petites que dans l'espèce précédente, mais elles sont nettement développées et ne méritent pas d'être comparées à des écailles. Il nous a paru, d'après cela, que le caractère indiqué par Bentham et Hooker pour la section relativement au « disque réduit à des écailles ou manquant » perdait de sa netteté. D'autre part, la forme de la corolle ne nous a pas paru permettre non plus une distinction facile des deux groupes *Eupachypodium* et *Adeniopsis* : la différenciation du tube en deux parties, l'une basilaire plus étroite, l'autre supérieure plus large, est en général plus nette dans les *Adeniopsis* que dans les *Eupachypodium* ; mais, cependant, nous avons vu dans les *P. succulentum* et *bispinosum* des corolles avec étranglement à la base alors que, dans le *P. brevicaule*, la partie tubuleuse de la corolle ne présente qu'un rétrécissement très court à la base.

M. Schumann a créé une troisième subdivision *Gymnopus*

qu'il a cru pouvoir fonder sur l'absence de feuilles au moment de la floraison. Ce caractère est évidemment très commode ; malheureusement il amène à séparer complètement deux types assez voisins tels que le *P. cactipes* et le *P. rosulatum*.

Les affinités de ces deux espèces sont tellement évidentes par l'étude de l'ensemble de tous les autres organes, tiges, aiguillons, inflorescences, fleurs et fruits, que l'on peut se demander si M. Schumann n'a pas employé à tort un caractère de section qui amène à éloigner l'une de l'autre deux espèces aussi affines ; car, si l'on fait abstraction des feuilles, on est porté à considérer l'une comme une variété de l'autre.

Cette remarque nous a conduit à renoncer à ce caractère de la présence simultanée ou non des feuilles et des fleurs auquel M. Schumann attribuait tant d'importance.

Dans un pays comme Madagascar, où le climat est très spécial, où la sécheresse joue un si grand rôle, il faudra s'attendre à des variations notables du port des plantes quand la quantité d'eau qui leur est distribuée variera. Un changement climatérique pourra probablement alors amener la transformation d'un type à feuilles et fleurs apparaissant alternativement en un autre à feuilles et fleurs apparaissant simultanément. Dans quelle mesure un tel caractère peut-il être considéré comme héréditaire ? c'est ce que nous ne saurions dire ; les observations sur place pourront seules élucider ce point (1).

Les remarques critiques qui précèdent tendent à enlever aux caractères des sections reconnues jusqu'ici dans le genre *Pachypodium* leur netteté et leur constance. En présence de ce résultat, nous avons cru devoir chercher ailleurs un criterium de distinction des diverses espèces (2).

(1) Il nous paraît cependant que le *P. densiflorum* où nous avons vu simultanément des fleurs et de jeunes feuilles (qui devrait être éloigné des *Gymnopus*) a cependant des affinités avec le *P. brevicaule* pour lequel les feuilles manquent toujours à la floraison.

(2) Le caractère tiré de la présence ou de l'absence de poils à la surface des feuilles nous a paru assez bon, bien qu'un climat très sec ou très humide puisse contribuer à le modifier. Il nous a permis de caractériser les *P. Geayi*, et *Lamerei* par opposition au *P. ramosum*.

Dans le cas du *P. rosulatum*, le tomentum des feuilles, d'ordinaire très important, peut cependant quelquefois présenter des variations, car nous avons observé des feuilles presque glabres. L'absence presque totale de poils sur les feuilles, que l'on remarque dans le *P. Drakei*, ne nous aurait pas paru

Nous avons essayé de traduire les résultats de notre recherche dans le tableau suivant, qui se rapporte seulement aux espèces de Madagascar.

Tableau synoptique
des espèces malgaches du genre « Pachypodium ».

- Calice glabre ....
  - Épines isolées .... *P. Rutenbergianum.*
  - Épines par trois .... *P. Lamerei.*

(Le *P. Geayi* se rattache probablement à cette série, mais les fleurs sont inconnues).

- Calice velu.
  - Étamines non saillantes.
    - Fleurs assez grandes (5 centim. de haut).
      - Calice à sépales courts (3 millim.), triangulaires.
        - Fleurs rougeâtres, feuilles cotonneuses en dessus, calice glabrescent .... *P. Baroni.*
        - Fleurs jaunes, feuilles glabres, calice très velu .... *P. Drakei.*
      - Calice à sépales allongés (6-10 millim.), effilés .... *P. rosulatum.*
    - Fleurs petites (en général de 2 centim. de haut).... *P. brevicaule.*
  - Étamines saillantes .... *P. densiflorum.*

(Le *P. ramosum* est insuffisamment connu pour prendre place dans ce tableau.)

Pachypodium Rutenbergianum Vatke.
Bremen. Abh. IX (1885), 125.

Madagascar, voisinage des bords de la mer. Hildebrandt, 3 037; Baron, 89, 768, 853; Alluaud, Majunga; Perrier de la Bathie, 934 (Suberbieville).

Les échantillons et les notes de MM. Alluaud et Perrier de la Bathie conservés au Muséum et dans les collections de M. Drake, nous permettent de compléter la description de M. Vatke qui a établi cette espèce seulement d'après l'étude de la fleur.

Arbre de 3 à 5 mètres de hauteur, à tronc gros à la base où il mesure de 30 à 50 centimètres de diamètre, diminuant rapidement d'épaisseur et n'ayant plus que 15 à 30 centimètres à la naissance des rameaux. Ceux-ci peu nombreux, courts, étalés,

un caractère suffisant pour distinguer cette espèce si d'autres particularités remarquables ne nous avaient conduit à l'éloigner du *P. rosulatum.*

couverts d'épines robustes, coniques, solitaires, de 4 à 10 millimètres de longueur, disparaissant sur le tronc et sur les rameaux âgés (Pl. I, fig. 1).

Feuilles se développant après la floraison ; à pétiole de 3 centimètres de longueur ; à limbe ovale-lancéolé, acuminé, glabre sur les deux faces, mesurant 12 à 16 centimètres de longueur et 4 à 4 cent. 1/2 dans la plus grande largeur (Pl. I, fig. 2).

Fleurs paraissant avant les feuilles (fig. 3 et 3′), disposées en corymbes denses, multiflores (environ 15), à l'extrémité des rameaux. Pédoncule très court, glabre ; pédicelles grêles, de 15 millimètres de longueur, glabres.

Calice à divisions triangulaires, de 5 à 6 millimètres de longueur, glabre.

Corolle blanche ; tube verdâtre extérieurement, ayant à peu près la même longueur que les divisions du limbe, à partie basilaire étroite mesurant 3 millimètres de largeur sur une hauteur de 10 millimètres, puis dilaté ventru et se rétrécissant dans sa partie supérieure, cette partie dilatée ayant 25 millimètres de long, 7 millimètres de large dans la partie la plus ventrue et 5 millimètres de large au sommet ; divisions de la corolle contournées en spirale, de gauche à droite, ovales-acuminées, de 4 centimètres de longueur et de 15 à 20 millimètres dans leur plus grande largeur (fig. 3).

Follicules incomplètement mûrs presque sessiles, épais, fusiformes, de 14 centimètres de longueur sur 2 centimètres dans leur plus grande épaisseur (fig. 1).

Pachypodium Lamerei Drake.

Bulletin du Muséum, 1899, p. 308 et 1903, p. 96 ; Drake, *Madagascar au début du XXe siècle* (*Botanique*), p. 133 avec fig. noire.

M. Drake n'a donné qu'une diagnose très incomplète de cette espèce dont il n'a décrit que le tronc, la fleur et le fruit et cela d'une manière imparfaite. Comme nous n'avons pu retrouver, dans ses collections, les échantillons qu'il a étudiés, il en résulte pour nous une grande incertitude sur cette plante.

D'après M. Guillaume Grandidier, le fruit rapporté par lui

de Fort-Dauphin, en 1901 et que nous n'avons pas retrouvé, appartiendrait à cette espèce, il en serait de même des échantillons récoltés à Andrahomana par M. Alluaud et portant le n° 11 de ses collections : tige sèche, feuilles en herbier, sommet de tige feuillée et fruit dans l'alcool, photographie.

Ce sont les seuls documents à peu près authentiques dont nous ayons pu disposer pour notre étude.

Nous avons trouvé un bocal contenant des fleurs dans l'alcool, mais il ne portait aucune indication de provenance, et seulement une étiquette avec le nom de *P. Rutenbergianum* suivi d'un point d'interrogation. Les fleurs, en très mauvais état de conservation, nous ont paru correspondre assez exactement à la description que M. Drake a donnée de celles du *P. Lamerei*.

Il résulte de ce qui précède, que le *P. Lamerei* est encore très mal défini, aucun des échantillons n'ayant été étiqueté par M. Drake.

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous pouvons néanmoins en résumer ainsi les caractères.

Tronc charnu, conique, épaissi à la base ou plus ou moins fusiforme, de 50 centimètres à 2^{m},50 de hauteur, simple (photographie, Madagascar au xxe siècle, p. 133) ou se ramifiant au sommet (photographie de M. Alluaud (fig. 5), portant de longues épines aciculaires, groupées par trois, celle du milieu plus courte que les deux autres (fig. 4).

Feuilles (fig. 6 et 8) pétiolées; pétiole cylindrique, de 3 à 4 centimètres de longueur; limbe lancéolé, atténué à la base et au sommet, de 25 centimètres de longueur et de 3 centimètres dans la plus grande largeur; à face supérieure glabre avec la nervure médiane seule visible, imprimée en gouttière; à face inférieure tomenteuse, grisâtre, à tomentum court et serré; à nervure primaire saillante; les secondaires très nombreuses, parallèles; les tertiaires réticulées isolant, avec les précédentes, des îlots de tomentum dont l'ensemble rappelle une sorte de mosaïque. Inflorescence de 12 à 15 fleurs.

Pédoncule épais, charnu, court.

Calice glabre, à divisions ovales, aiguës, courtes.

Corolle blanche (les échantillons que nous avons eus à notre

disposition ne nous permettent pas de compléter la description de la corolle, le calice seul étant bien conservé.

Fruit (fig. 7) presque mûr au moment où les feuilles commencent seulement à se développer. C'est un gros follicule oblong, de 15 centimètres de long sur 5 centimètres de large, glabre et un peu rugueux.

A côté de cette espèce d'assez grande taille, se placent tout un groupe de plantes distinctes, à tige céréiforme, épineuse. Malheureusement, à l'heure actuelle, nous ne disposons pour leur étude, que de matériaux incomplets. Cependant les échantillons que nous possédons et les observations faites dans le pays d'origine par les voyageurs que nous avons consultés, permettent de caractériser au moins quelques types qu'une étude ultérieure fera mieux connaître.

P. sp., de « Berongo ».

Mission Geay, n[os] 6409, 6422 et 6353, ouest de Berongo (environs de Fort-Dauphin).

Nous avons étudié une extrémité de tige sèche pourvue de feuilles et de fleurs jeunes (6409) et une inflorescence dans l'alcool (n° 6409).

Tronc (d'après les renseignements oraux donnés par M. Geay) de 4 à 5 mètres de haut, simple ou bifurqué au sommet, portant des aiguillons très courts, coniques, mesurant 1 centimètre de longueur, groupés par 3, celui du milieu un peu plus petit.

Feuilles rappelant beaucoup celles du *P. Lamerei*, pétiolées, à pétiole de 3 à 4 centimètres de long, à limbe oblong-lancéolé de 12 à 18 centimètres de longueur, 3 centimètres de large, glabre en dessus ; le reste comme dans le *P. Lamerei*.

Inflorescence terminale à pédoncule commun épais, ramifié portant de 6 à 15 fleurs s'épanouissant lorsque les feuilles sont complètement développées.

Fleur blanche. Bractées triangulaires, un peu plus longues que le calice et plus étroites. Calice glabre, à divisions triangulaires, courtes, charnues à la base, de 3 millimètres de longueur.

Corolle à tube rétréci à la base (3 millimètres) sur une longueur de 2 à 3 millimètres ; à lobes étalés en roue, cunéiformes à la base, arrondis au sommet, de 30 millimètres de longueur sur 15 millimètres de largeur dans la partie la plus large. Le n° 6353 est constitué par des fleurs sèches de tous points comparables à celles du n° 6409; l'une d'elles est représentée fig. 9.

Autre échantillon de M. Geay n° 6422 (fleurs dans l'alcool). — Nous n'avons pu en étudier que les fleurs dont les dimensions sont un peu plus grandes que dans le n° 6409. Les divisions du calice mesurent 5 millimètres de longueur sur 3 millimètres de largeur à la base.

Le tube de la corolle a près de 35 millimètres de longueur totale, dont 30 millimètres dans sa partie supérieure élargie. Les lobes de la corolle, cunéiformes comme dans le cas précédent, mesurent 35 millimètres de long et 32 millimètres de large. Le disque est formé de 5 glandes aplaties.

Les étamines sont insérées à la base de la partie dilatée du tube; elles mesurent 9 millimètres de longueur.

La plante n° 6409 nous paraît très voisine du *P. Lamerei*; elle semble cependant s'en distinguer par les caractères suivants : 1° Tronc de taille plus élevée (4 à 5 mètres); 2° aiguillons plus courts; 3° feuilles arrivées à l'état adulte au moment de l'épanouissement des fleurs, alors qu'elles commencent seulement à se développer lorsque le fruit approche de sa maturité dans le *P. Lamerei*.

Quelle peut être l'importance de ces caractères?

L'examen d'échantillons plus nombreux et plus complets permettra seul de le dire.

Ajoutons aux plantes précédentes un certain nombre de formes qui nous paraissent assez distinctes et qui devront être de nouveau recherchées à Madagascar.

P. sp., de M. Cloisel.

Fort-Dauphin n° 40 « *Vontaka*, en malgache : [gonflé d'eau] ».

Arbre gros et court, à grande fleur blanche. Dans cet échantillon, la fleur épanouie a plus de 75 millimètres de diamètre,

les lobes ayant 35 millimètres de longueur. Les autres caractères tirés de la fleur sont à peu près les mêmes que dans les plantes ci-dessus décrites.

P. sp., de M. G. Grandidier.

Ranomainty-Mandraré (Madagascar) 5-10-1901. Fleurs dans l'alcool.

Cette plante est de petite taille, d'après les renseignements fournis par M. G. Grandidier. Elle a des fleurs encore plus grandes que celles du P. de M. Cloisel (elles mesurent près de 95 millimètres de diamètre, les lobes ayant près de 50 millimètres de longueur) (fig. 9). Les divisions du calice mesurent 5 millimètres de longueur.

Pachypodium Geayi Costantin et Bois.
Comptes rendus de l'Acad. des sc., 22 juillet 1906.

Mission Geay n° 6064. Collines entre Mandrarano et Malandry, Sud-Ouest de Madagascar (1).

Arbor caule carnoso, fusiformi, sursum attenuato, undique pulvinis 3-spinosis instructo; foliis lineari-lanceolatis, brevissime petiolatis, superne glabriusculis, subtus dense tomentosis. Flores ignoti.

Arbre à tronc élevé, atteignant 8 à 10 mètres de hauteur, charnu, mesurant 40 à 60 centimètres de diamètre dans sa partie inférieure (la plus épaisse), s'amincissant vers le haut, couvert d'épines groupées par 3, aciculaires, de longueur à peu près égale, atteignant de 25 à 28 millimètres sur les échantillons en culture.

Sommet du tronc présentant presque toujours de courtes ramifications dichotomes, terminées chacune par un bouquet de feuilles.

Feuilles linéaires-lancéolées, longuement atténuées en pointe au sommet, se rétrécissant progressivement dans la partie infé-

(1) Cette espèce a été introduite à l'état de plante vivante par M. Geay et elle est actuellement cultivée dans les serres du Muséum. Des figures donnant le port de la plante dans son pays d'origine (photographie de M. Geay) et la photographie des exemplaires vivants du Muséum ont été publiées par nous dans la *Revue horticole* (n° du 1er novembre 1907).

rieure qui est décurrente sur le pétiole. Pétiole presque nul ou atteignant jusqu'à 2 centimètres de longueur. Limbe de 30 à 35 centimètres de long sur environ 12 millimètres de large, à bords révolutés, à face supérieure d'un vert sombre, légèrement poilue, surtout sur la nervure médiane, seule apparente et teintée de rose, à face inférieure tomenteuse, à tomentum épais, en masse continue, donnant à cette partie de la feuille une teinte grisâtre sur laquelle se détache la nervure médiane, très proéminente, rose pâle; les nervures secondaires, peu apparentes, sont cependant visibles (Pl. I, fig. 10 et 11).

Inflorescence et fleur inconnues (1).

Fleurit probablement en mai (2).

Observations. — Cette espèce nous semble suffisamment caractérisée comparativement au *P. Lamerei* :

1° Par le tronc de taille plus grande;

2° Par les épines d'égale longueur;

3° Par les feuilles plus étroites et plus longues, à tomentum d'aspect très différent.

Un échantillon (feuilles sèches) récolté par M. G. Grandidier, à Tsiombé, 13-7-1901 (feuilles d'un grand *Pachypodium*), nous paraît appartenir au *P. Geayi*; les feuilles sont longues et étroites, mais non enroulées sur les bords; elles mesurent jusqu'à 40 centimètres de long sur 18 millimètres de large; elles sont tomenteuses-feutrées à la face inférieure, avec les nervures secondaires non apparentes.

Pachypodium ramosum (sp. nov.)

Madagascar, Behara. M. G. Grandidier.

Feuilles du grand *Pachypodium* de la photographie de Sikora (voir tige sèche), 8-7-1901.

Arbor spinosa, trunco carnoso, fusiformi, apice ramoso; ramis longissimis; foliis lineari-lanceolatis, mucronatis, utrinque glabris.

Nous n'avons trouvé que les feuilles de cette plante. Elles

(1) Par suite d'un étiquetage erroné, nous avions cru pouvoir rapporter à cet arbre des fleurs d'un autre *Pachypodium*, récoltées par M. Geay. Nous rectifions ici cette mauvaise attribution, sur laquelle nous avons été ultérieurement mieux renseignés.

(2) Note de M. Geay.

nous paraissent très caractéristiques. La photographie de M. Sikora qui nous a été remise par M. G. Grandidier nous porte à croire qu'il s'agit là d'une espèce bien distincte (Pl. I, fig. 13).

Tronc charnu, fusiforme, de 1 à 2m,50 de hauteur et de 20 à 30 centimètres d'épaisseur, couvert d'épines, surmonté à sa partie supérieure par un grand nombre de branches grêles, irrégulièrement ramifiées et atteignant une longueur presque aussi grande que celle du tronc lui-même ou même le dépassant.

Épines inconnues; elles sont cependant visibles sur la photographie mais on ne peut préciser leur groupement sur la tige.

Feuilles en bouquets à l'extrémité des rameaux, assez longuement pétiolées, à pétiole de 3 à 4 centimètres de long. Limbe glabre sur les deux faces, étroitement lancéolé, brusquement atténué au sommet qui est mucroné, mesurant de 17 à 20 centimètres de long sur environ 2 centimètres de large dans la plus grande largeur. Nervure primaire saillante; les secondaires nombreuses, parallèles, peu apparentes (Pl. I, fig. 12).

Observations. — Cette plante diffère de tous les *Pachypodium* céréiformes par sa ramification longue et abondante et par ses feuilles glabres sur les deux faces, très nettement mucronées.

M. Geay dit avoir vu dans le sud de Madagascar, entre Tsiombé et Berongo, des *Pachypodium* ayant un port tout à fait semblable.

Pachypodium Baroni (sp. nov.).

Madagascar, Baron, 5874 (juin 1889).

Caules spinosi, foliis brevissime petiolatis, ovatis, acuminatis, superne glabriusculis, subtus dense tomentosis; inflorescentiæ umbelliformes ad apicem in pedunculum elongatum confertæ, 15-floræ. Calyx cupularis; sepalis brevibus, triangularibus, glabriusculis. Corolla magna, rubescens.

L'herbier du Muséum possède deux échantillons de cette plante. Ils sont constitués chacun par un court fragment de tige portant des feuilles et une inflorescence (Pl. II, fig. 6).

La tige est épineuse, de 12 millimètres de largeur; elle porte des épines rougeâtres, courtes et épaisses, coniques, aiguës au sommet, très élargies à la base, mesurant 7 milli-

mètres de haut et 5 millimètres de large à leur point d'attache.

Les feuilles, assez grandes (5 centimètres de long sur 5 centimètres de large dans les plus développées), ont un pétiole très court ou nul; le limbe est ovalaire, à base décurrente sur le pétiole, à extrémité terminée en pointe, à face supérieure d'un vert noirâtre, presque glabre, avec quelques poils au voisinage de la nervure médiane, à face inférieure revêtue d'un tomentum court et épais, de couleur grisâtre, fond sur lequel se détachent nettement la nervure principale et les nervures secondaires, ces dernières très rapprochées et parallèles.

Pédoncule robuste, de 15 à 20 centimètres de long et 4 millimètres d'épaisseur, glabre, devenant noirâtre.

Inflorescence en ombelle terminale portant dans un cas 14 fleurs, dans l'autre 15, à divers stades de développement. Bractées courtes et étroites, de 5 millimètres de longueur.

Pédicelles florifères de dimensions très variables (de 2 à 20 millimètres de longueur), légèrement poilus.

Calice en forme de coupe, de 4 millimètres de hauteur, sur une largeur égale, à dents triangulaires (3 millimètres de haut sur 2 millimètres de large à la base), glabrescent ou légèrement poilu.

Corolle rougeâtre, très légèrement poilue extérieurement, de 3 centimètres de diamètre. Tube long de 15 à 20 millimètres, présentant une partie basilaire étroite, cylindrique (6 à 8 millimètres de long, 2 millimètres de large), puis dilaté brusquement pour constituer une partie ventrue de 4 à 5 millimètres de large, qui se rétrécit légèrement au voisinage des lobes. Les lobes, de 15 millimètres de long, sont étalés, arrondis.

Observations. — Cette espèce est intermédiaire entre les *Pachypodium* du premier groupe (à calice glabre) et ceux du second (à calice velu). Elle se rattache aux premiers par son calice cupuliforme, à divisions courtes, triangulaires; sa corolle d'un blanc rougeâtre. Son pédoncule allongé, grêle, portant une inflorescence ombelliforme; une légère villosité du calice, la rapprochent, au contraire, de ceux de l'autre section.

Pachypodium Drakei (sp. nov.).

Madagascar, Bois, rochers, environs d'Itondroina. Octobre 1899, Perri de la Bathie, nº 968.

Caules basi dilatato-ventricosi, superne ramosi ; ramis cylindricis, spinosis; foliis ovato-oblongis, apice obtusis, basi attenuatis. utrinque glabriusculis; pedunculis elongatis; inflorescentiæ corymbiformes ad apicem pedunculi congestæ; sepalis brevibus, triangularibus, villosis. Corolla ampla, lutea, extus pubescens.

Les échantillons de M. Perrier de la Bathie comprennent : un fragment de tige feuillé; une sommité de tige portant des feuilles et une inflorescence; un pédoncule portant deux fruits incomplètement mûrs (Pl. II, fig. 7).

La tige, de 1 centimètre d'épaisseur, est dépourvue d'épines dans sa partie inférieure qui est revêtue d'un épiderme lisse, grisâtre; la partie supérieure porte des épines grisâtres, de 3 à 4 millimètres de longueur, un peu épaissies à la base puis acérées.

Les feuilles, en rosettes terminales, s'insèrent sur un axe tomenteux jaunâtre; elles sont minces, de dimensions variables, mais généralement assez grandes, la plus développée mesurant 12 centimètres 1/2 de long sur 4 centimètres 1/2 de largeur, à pétiole de 5 à 10 millimètres de longeur et à limbe ovale-oblong, arrondi à la base.

Le limbe, presque glabre sur les deux faces, est d'un vert noirâtre, un peu luisant en dessus, vert en dessous, avec les nervures très accentuées, les nervures secondaires parallèles, très rapprochées les unes des autres, les nervures tertiaires réticulées.

Le pédoncule, de 20 centimètres de long et de 4 millimètres d'épaisseur, présente de rares poils fins et courts; il porte à son extrémité des fleurs jaunes, formant une inflorescence corymbiforme, à pédicelles insérés à diverses hauteurs.

Pédicelles de 1 à 2 centimètres de long, grêles.

Calice divisé jusqu'à la base en dents triangulaires, courtes, de 3 millimètres de longueur, légèrement poilues.

Corolle jaune, finement velue extérieurement, à tube étroit, cylindrique dans sa partie inférieure sur une longueur de 7 à

8 millimètres, puis brusquement dilaté évasé sur une longueur de 2 centimètres, mesurant 5 millimètres de largeur au-dessus de l'étranglement et 10 millimètres au-dessous des lobes. Le limbe de la fleur mesure de 3 à 4 centimètres de diamètre.

Follicules grêles, de 13 centimètres de long sur 3 millimètres d'épaisseur, très légèrement velus, d'un blanc argenté, brillant à l'intérieur.

Observations. — Cette plante est très voisine du *P. rosulatum* auquel elle sera peut-être rattachée dans l'avenir, lorsqu'on possédera des matériaux d'étude plus complets.

L'échantillon que nous avons examiné portait des feuilles très développées au moment de la floraison et ces organes sont beaucoup plus grands que ceux du *P. rosulatum*; l'une d'elles mesure 12 centimètres 1/2 de long sur 4 centimètres 1/2 de largeur, alors que les plus amples ne dépassent pas 5 × 2 dans le *P. rosulatum*; elles sont en outre nettement pétiolées au lieu d'être sessiles, glabres à la face inférieure avec quelques poils épars sur les nervures au lieu d'être revêtues d'un feutrage constitué par un épais tomentum.

La fleur présente également quelques caractères différentiels. Le calice est beaucoup plus court, ses divisions mesurant seulement 3 millimètres de longueur, alors qu'elles ont de 6 à 10 millimètres dans le *P. rosulatum*.

P. rosulatum Baker.

Flora of centr. Madag. (*Journ. of Bot.*, XI, 1882, p. 219).

Espèce très polymorphe. Le tronc, court, renflé, charnu et difforme, est souvent ramifié au sommet (Pl. II, fig. 3 et 4); les rameaux, cylindriques, épineux, portent à leur extrémité une inflorescence parfois accompagnée de feuilles naissantes au moment de la floraison, parfois de feuilles presque entièrement développées.

Les feuilles incomplètement développées sont fortement velues-tomenteuses, grisâtres, comme feutrées à la face inférieure; mais, dans certains échantillons, ce tomentum semble disparaître plus ou moins sur les feuilles adultes. Le calice est généralement assez long (8 à 10 millimètres), velu. La corolle,

de couleur jaune, présente un tube à partie basilaire rétrécie sur une plus ou moins grande longueur (2 à 5 millimètres), puis plus ou moins dilaté en entonnoir dans la partie supérieure.

Il existe deux formes principales dans cette espèce :

1° α, *typica*, à tube de la corolle ample, à feuilles non développées ou commençant seulement à se développer au moment de la floraison (Pl. II, fig. 1).

Baron, 256 et 5730; Rev. Wm. Dean Cowan, 1880, Ivatonarivo, Bara; G. Grandidier (non vulg. *Somo*), vallée d'Ihosy, 5-9-98; Catat, 4343, route de Fort-Dauphin; Douliot, sources du Morondava, oct. 1891; Hildebrandt, 3114 (*P. cactipes* Schumann).

M. Engler, directeur du Jardin royal de botanique, à Berlin, nous a aimablement communiqué l'échantillon de Hildebrandt, sur lequel M. Schumann a établi le *P. cactipes*, qui se rattache au *P. rosulatum* par tous ses caractères.

M. Schumann avait placé cette plante dans la section *Gymnopus*, mais, à notre avis, la présence ou l'absence de feuilles sur les tiges au moment de la floraison n'est pas un caractère d'une valeur suffisante pour maintenir cette distinction. Nous avons constaté, en effet, dans les échantillons de *P. rosulatum* que nous avons examinés, soit l'absence presque complète des feuilles, soit leur présence en divers états de développement au moment de la floraison.

2° β, *stenantha*, à tube de la corolle plus étroit, à feuilles très développées au moment de la floraison (Pl. II, fig. 2 et 5).

Grandidier, Ambohato 1901 ; Alluaud, n° 88, sud de Madagascar.

Pachypodium densiflorum Baker.

Flora of Madag. (*Journ. Linn. Soc.*, 18 nov. 1886, p. 503).

Madagascar, Baron, 4246 ; Rév. Dean Cowan, Bara; G. Grandidier, environs de Zazafotsy, près de Fianarantsoa, 9-8-1898 (vulg. *Vontaka*) ; Catat, Lamboany, juin 1890, n° 4353 (vulg. *Songosongo*).

Sur la plante récoltée par Cowan, les feuilles commencent à se développer au moment de la floraison. La tige épineuse est surmontée d'une couronne de petites feuilles entre lesquelles s'élève un pédoncule laineux, terminé par une inflorescence contractée (Pl. II, fig. 8 et 9).

Dans les échantillons que nous avons examinés, les étamines

ont la partie supérieure des anthères saillante au-dessus de la gorge de la corolle. Ce caractère permet de distinguer facilement cette espèce, les étamines étant incluses dans les autres *Pachypodium* qu'il nous a été possible d'étudier.

Une note de M. Catat nous apprend que cette espèce possède un gros tronc ligneux ; elle pousse dans les rochers. Hauteur de la plante, 0m,20 ; poids, 20 kilogrammes.

Pachypodium brevicaule Baker.
Flor. of Madag. (*Journ. Linn. Soc.* 12 (1887) 203).

Madagascar, Baron 4412 ; Hildebrandt, Nord-Betsileo ; Sirabé (ou Antsirabé), 3586 ; Camboué, 2 (Imerina) ; G. Grandidier, Ibity, près de Sirabé (fleurs dans l'alcool) ; A. Grandidier, Tuléar, chez les Antanosy et Ambato-menaloha (1876) ; Catat, Tsimondromondry, 1154.

Cette espèce se distingue facilement des autres *Pachypodium* par sa corolle hypocratériforme, à tube étroit, cylindrique, mesurant 3 à 5 millimètres de largeur.

L'un des caractères indiqués par Baker « pedunculo pubescente brevi interdum nullo » est sans valeur. On peut voir, en effet, des échantillons de cette plante récoltés par Hildebrandt (n° 3586) dans lesquels le pédoncule commun est, soit nul, soit de 5 centimètres de longueur (Pl. II, fig. 10). Dans un échantillon de M. Catat (n° 1154), il atteint même 6 centimètres.

Dans l'étiquette qui accompagne les échantillons, M. Catat dit : « Ambohiponana — 20 mai. Plante dont le tronc est une sorte de tronc ligneux situé dans l'anfractuosité des rochers sur la montagne. Il pèse plusieurs kilogrammes. Une fleur jaune. Ce tronc ressemble aux excroissances ligneuses des Hêtres (n° 1, Tsimondromondry). »

Distribution géographique des *Pachypodium* de Madagascar.

On peut diviser les *Pachypodium* de Madagascar en trois groupes :

1° les espèces à tronc céréiforme ;

2° les espèces buissonnantes dès la base ;

3° les espèces naines.

ESPÈCES A TRONC CÉRÉIFORME.

P. Rutenbergianum ;
P. Lamerei ;
P. Geayi ;
P. ramosum.

Le *P. Rutenbergianum* est une espèce localisée dans le Nord-Ouest de l'île : Majunga, Suberbieville, voisinage du bord de la mer.

Les autres espèces de ce groupe croissent dans le Sud. Le *P. Lamerei* a été observé dans le Sud-Est (région humide, forêts à feuilles persistantes) aux environs de Bérongo (Geay) Andrahomana (Alluaud), Fort-Dauphin (Cloisel), Ranomainty, Mandraré (G. Grandidier). Les plantes de MM. Grandidier et Cloisel sont ici provisoirement rattachées au *P. Lamerei*. Ranomainty est une région montagneuse et rocheuse à climat différent de celui de Fort-Dauphin.

Le *P. Geayi* est une espèce du Sud-Ouest, région extrêmement sèche, désertique où la plante ne se développe qu'au voisinage des rivières souterraines (rive gauche de l'Onilahy) ; dans l'intérieur des terres : Mandrarano et Malandy ; elle y constitue des peuplements où les individus sont assez nombreux.

Un échantillon d'une plante qui nous semble très voisine a été récolté à Tsiombé, près du cap Ste-Marie, sud de Madagascar, par M. G. Grandidier.

P. ramosum a été trouvé par M. G. Grandidier à Behara, près Fort-Dauphin (bords du Mandraré).

ESPÈCES BUISSONNANTES :

P. rosulatum ;
P. densiflorum ;
P. Drakei ;
P. Baroni.

Le *P. rosulatum* paraît avoir une aire de dispersion assez grande. Il a été en effet signalé dans le territoire des Bara, au sud du Betsileo à Ihosy, aux sources du Morondava.

La forme *stenantha* n'a été signalée jusquà ce jour qu'aux environs de Fort-Dauphin, région plus humide.

Le *P. densiflorum* est une espèce à aire assez étendue, qui existe dans le centre et dans le Sud de l'île.

Le *P. Drakei* appartient, comme le *P. Rutenbergianum*, à la région du Nord-Ouest, dans laquelle les saisons sont très tranchées.

Pour le *P. Baroni*, nous n'avons pu nous procurer aucun renseignement sur la partie de l'île où croît cette espèce.

L'étiquette de Baron ne donne aucune indication de localité, ainsi que nous l'a écrit M. Hemsley, conservateur des herbiers de Kew, qui nous a informé en même temps que le R. Baron venait de mourir et qu'il fallait renoncer à l'espoir de préciser la patrie de cette espèce.

Espèces naines

P. brevicaule.

Cette espèce est, semble-t-il, jusqu'ici localisée dans le centre de l'île, région de climat très caractérisé notamment par des abaissements de température amenant des gelées qui ont évidemment une influence notable sur la végétation.

Étude anatomique

L'étude anatomique que nous avons faite des *Pachypodium* nous a conduit à vérifier l'existence d'un certain nombre de caractères qui paraissent très répandus dans le genre ; ils sont tirés :

1° de la constitution du bois;
2° des faisceaux médullaires;
3° de la position du liège ;
4° de l'épaisseur et de la constitution de l'écorce ;
5° des mâcles cristallines;
6° des laticifères.

I. *Bois*. — L'organisation du bois est assez uniforme, sa structure est évidemment en relation avec la carnosité de ces

plantes. Les vaisseaux et le parenchyme ligneux sont à parois très peu épaissies, bien que cependant ordinairement légèrement lignifiées comme l'indique l'action du sulfate d'aniline en dissolution dans l'acide sulfurique. La largeur transversale des éléments du parenchyme est très uniforme et ils sont disposés en séries radiales très régulières qui souvent se distinguent à peine des rayons médullaires; les ornements sont des ponctuations tournantes. Les vaisseaux sont de dimensions un peu plus grandes que le parenchyme, mais leur disposition radiale est très accusée; ils sont d'ailleurs relativement peu nombreux; les vaisseaux rayés prédominent. Voici d'ailleurs quelques détails à ce sujet :

P. Rutenbergianum. 1° Tige : parenchyme ligneux imprégné de lignine, mais membranes minces à cavités grandes; rayons médullaires d'ordinaire à une assise de cellules.

2° Pédoncule : vaisseaux seuls lignifiés; le parenchyme ligneux ne se distingue plus des rayons.

P. Lamerei. A. — Échantillons de la collection Drake (Alluaud). 1° Tige : rayons médullaires larges (il est vrai que c'est la partie supérieure de la tige).

2° Pédoncule : bois prismatique, continu; vaisseaux et parenchyme peu différenciés.

B. — Échantillon de Cloisel n° 40, pédoncule : bois dissocié, vaisseaux en files en une ou deux séries séparés par du parenchyme; rayons médullaires mous.

P. Geayi. (Nous n'avons pas pu sacrifier pour cette étude les trois seuls échantillons en culture au Muséum; nous n'avons eu à notre disposition qu'une tige desséchée de 40 centimètres qui était morte peu de temps après la mise en culture.)

Tige, parties jeunes : système ligneux ne formant pas un anneau complet, faisceaux dissociés ne présentant qu'un faible développement en épaisseur; parenchyme non lignifié; rayons médullaires très larges.

P. Drakei. 1° Tige : bois de caractère normal prédominant; grands vaisseaux à parois minces; parenchyme lignifié à cellules en files semblables; rayons médullaires nombreux, assez larges, à parois minces.

2° Pédoncule : système ligneux aplati, un peu irrégulier; bois assez développé, ne présentant que peu de différenciation entre le parenchyme et les vaisseaux au point de vue de l'épaisseur des membranes et du diamètre des cellules.

Pachypodium rosulatum, var. *typica*, n° 4834-5730.

1° Tige : bois faiblement développé; parenchyme peu développé ou non lignifié, peu distinct des rayons.

2° Pédoncule : système ligneux de forme prismatique; bois d'épaisseur moyenne, mais éléments moins différenciés car la taille ne permet pas de distinguer vaisseaux et parenchyme : le tout est à membranes un peu épaissies, distinctes de celles des rayons médullaires.

P. rosulatum, var. *stenantha.* 1° Tige : anneau ligneux, d'épaisseur moyenne; rayons médullaires à plus d'une assise de cellules, à parois minces et moins épaisses que le parenchyme ligneux qui est imprégné de lignine.

Pédoncule : parenchyme ligneux à membranes un peu plus épaissies ne

se distinguant plus nettement des rayons médullaires; vaisseaux à peine différenciés comme taille, transversalement.

3° *Racine.* Bois à caractères ordinaires; rayons très caractérisés, à parois minces se détachant nettement et se distinguant du parenchyme ligneux; moelle très faible.

P. densiflorum. 1° Tige : dissociation énorme des faisceaux par suite d'un développement exagéré des rayons médullaires qui ne sont pas lignifiés; les faisceaux individualisés sont très étroits, formés de 2-8 bandes rayonnantes de vaisseaux seulement.

2° Pédoncule : faible développement du bois relativement aux autres espèces, mais grand développement de celui-ci relativement à la tige tuberculeuse; en certains points les rayons médullaires sont larges, en d'autres ils sont plus étroits (1-2 rangs de cellules); vaisseaux très peu plus gros que le parenchyme, celui-ci à éléments épaissis légèrement dans leur membrane.

P. brevicaule. 1° Tubercule : énorme développement des rayons médullaires; il n'y a presque plus qu'eux; le bois ne forme plus que de petits faisceaux allongés transversalement en section transversale et très peu épais radialement.

2° Pédoncule : cylindre central aplati; bois faiblement développé; sur une face, le système ligneux est à peu près continu et les rayons médullaires indistincts; sur l'autre face, les faisceaux sont disjoints, séparés par de larges rayons médullaires et les vaisseaux sont seuls lignifiés.

II. Faisceaux médullaires. — La présence de faisceaux dans la moelle des grosses tiges charnues s'est retrouvée dans les *P. Lamerei*, *Rutenbergianum*, *rosulatum*, c'est-à-dire dans des plantes appartenant à des types très dissemblables. Dans les pédoncules floraux ces faisceaux peuvent faire défaut ou exister (*Lamerei*, forme de M. Grandidier; *rosulatum*, var. *stenantha*).

Voici d'ailleurs quelques notes prises sur cette question.

P. Lameri. A. — Échantillon de la collection Drake (Alluaud). 1° Tige : à la face interne du bois, on voit s'individualiser de petits faisceaux périmédullaires; ces faisceaux pourraient être interprétés comme un liber interne, car leur ressemblance est grande avec le liber externe; mais ils sont : 1° de contour arrondi; 2° de distribution irrégulière. Ils présentent enfin avec les faisceaux libéro-ligneux médullaires une série de stades de transition, de sorte qu'il est difficile d'y voir autre chose que des faisceaux médullaires encore peu différenciés.

2° Pédoncule : faisceaux médullaires :

B. — Échantillon de Cloisel n° 40 : la moelle n'est pas conservée d'une manière complète, mais nous n'avons pas pu y découvrir de faisceaux médullaires.

P. Rutenbergianum. Les faisceaux médullaires sont très développés dans la tige; ils existent dans le pédoncule floral.

P. Geayi. Tige : faisceaux médullaires nombreux et très développés dans la moelle.

P. rosulatum, var. *stenantha.* Tige : faisceaux médullaires nets; il y a une cutinisation irrégulière des cellules de la moelle qui ne sont cependant pas détruites.

P. rosulatum, var. *typica* : moelle à grandes cellules différenciées.

P. Drakei. 1° Tige : moelle décomposée.

2° Pédoncule : pas de faisceaux médullaires : grandes cellules différenciées dans cette région.

P. densiflorum 1° Tige : faisceaux médullaires existent.

2° Pédoncule : pas de faisceaux médullaires ; grandes cellules différenciées dans la moelle

P. brevicaule. 1° Tubercule : délimitation de la moelle peu distincte ; faisceaux médullaires discernables dans ces tiges sèches (mal conservées il est vrai) ; ceci est en accord avec l'atrophie de tout le système ligneux.

2° Pédoncule : pas de faisceaux médullaires ; de grandes cellules différenciées.

III. Liège. — Le liège est précoce et se développe *sous l'épiderme* ; du moins nous avons pu le vérifier assez nettement dans un pédoncule floral d'une plante que nous rattachons au *P. Lamerei* (type de Cloisel, échantillon n° 40) où l'épiderme était encore visible et se détachait par lanières. Les cellules de cette assise épidermique étaient très épaissies sur leur face externe, tandis que les faces latérales restaient minces ; elles étaient saillantes comme des papilles.

Dans l'échantillon récolté par M. Grandidier, que nous rapprochons également du *P. Lamerei*, l'épiderme est assez différent, il n'a plus cet aspect papilleux qui est caractéristique de la forme précédente.

Presque partout ailleurs (sauf dans quelques pédicelles floraux), l'assise subéreuse apparaît de bonne heure et amène l'exfoliation de l'épiderme ; aussi nous a-t-il été presque toujours impossible de déterminer (avec les matériaux dont nous disposions) la position de l'assise génératrice subéro-phellodermique, mais la situation dans l'écorce rend très vraisemblable l'hypothèse qu'elle naît partout de la même manière et à la même place. Dans les pédoncules ou pédicelles floraux, le liège peut ne pas apparaître ou se former plus tardivement.

IV. Écorce. — L'écorce qui, dans les tiges des plantes aériennes ordinaires, présente une si faible épaisseur, est ici fort développée ; elle est en général formée de cellules à parois minces ou quelquefois un peu collenchymateuses. Certaines espèces ont des cellules pierreuses, mais ce caractère n'est pas général. Cet accroissement considérable des tissus périphériques nous paraît intimement lié avec le caractère de la carnosité des organes caulinaires.

V. Macles cristallines. — Une autre particularité très répandue dans le groupe qui nous occupe est l'existence de macles cristallines partout semblables de formes et de dimensions, que l'on observe dans l'écorce ou dans la moelle.

P. Rutenbergianum. 1° Tige : macles abondantes dans l'écorce et la moelle. 2° Pédoncule : elles abondent dans la moelle ; rares dans l'écorce.

P. Lamerei. A. — Échantillon Alluaud (dans l'alcool). Tige : pas de macles. B. — Échantillon de Cloisel. Pédoncule : macles dans la moelle seulement.

P. Geayi. Tige : macles abondent dans la moelle ; l'écorce présente quelques rares macles accompagnant des cristaux prismatiques.

P. rosulatum, var. *typica* : 1° Tige et pédoncule : écorce, elles abondent ; moelle, rares.

P. rosulatum, var. *stenantha* (Alluaud, n° 88) : énorme développement des macles dans l'écorce externe.

P. Drakei. 1° Tige : les macles abondent dans l'écorce et la moelle.

2° Pédoncule : pas de macles.

P. densiflorum. Tige : macles disséminées dans l'écorce.

VI. Laticifères. — Les échantillons secs sont peu favorables pour l'étude des laticifères. Dans le *P. Lamerei* conservé dans l'alcool (échantillons de M. Alluaud, n° 11), nous avons pu voir le riche développement du système à latex d'une part dans la partie interne de l'écorce, d'autre part dans le parenchyme médullaire ; nous avons employé diverses colorations, notamment le bichromate potasse. Les laticifères sont formés de grands conduits larges, fréquemment bifurqués en fourche et qu'on peut suivre sur d'assez grandes longueurs sans interruption. Avec le mode de conservation dans l'alcool, le contenu de ces vaisseaux n'était guère apparent, peut-être le liquide conservateur avait-il agi comme dissolvant du contenu des laticifères.

VII. Caractères particuliers. — A côté de ces caractères généraux, nous avons à mentionner quelques autres particularités qui nous ont paru mériter le nom de spécifiques.

Aux deux groupes d'espèces, aborescentes d'une part et naines ou buissonnantes de l'autre, correspondent des caractères assez nets tirés de la constitution de l'écorce externe.

Dans les arbres (*P. Lamerei*, *P. Rutenbergianum*), on trouve en dedans du liège un anneau de cellules pierreuses isodiamétriques, à parois ponctuées qui manquent complètement

dans les espèces naines ou arbustives rampantes étudiées (*P. rosulatum*, *Drakei*, *brevicaule*, *densiflorum*) (1). La distinction des deux premières espèces, *Lamerei* et *Rutenbergianum*, se fait assez aisément par l'examen de ces cellules pierreuses. Elles ont un bien plus grand développement dans la seconde espèce ; elles sont à paroi très épaisse et leur anneau est continu dans la tige ; dans le pédoncule floral, elles subsistent par îlots séparés dans le *P. Rutenbergianum* tandis qu'elles manquent totalement dans les représentants rattachés au *P. Lamerei* que nous avons examinés.

Une autre particularité qui nous a paru assez nettement distinguer le *P. brevicaule* et le *P. densiflorum*, qui présentent à certains égards quelques affinités, résulte du développement comparé du système ligneux : très peu épais dans les pédoncules floraux du *P. brevicaule*, il a, au contraire, une épaisseur très notable dans le *densiflorum*. L'affinité de ces deux espèces qui résulte d'abord de leur aspect extérieur est mise en lumière anatomiquement par l'existence, dans la région médullaire, de grandes cellules différenciées qui n'apparaissent que rarement dans les autres représentants de ce genre que nous avons étudiés.

L'anatomie vient à notre secours pour nous permettre de distinguer les variétés dans un même groupe spécifique. C'est ainsi que la variété *stenantha* du *P. rosulatum* se différencie de la variété *typica* par la présence de fibres péricycliques ou libériennes qui sont très peu nombreuses dans ces derniers. Il y aurait peut-être là un caractère qui justifierait une distinction plus accusée, mais, en l'absence de matériaux d'étude complets, nous n'osons attribuer à l'anatomie une trop grande importance.

Des considérations de même ordre nous ont empêché de séparer les différentes formes que nous avons cru devoir rattacher au *P. Lamerei*. Cependant nous devons faire remar-

(1) *P. densiflorum*. 1° Tige : pas de fibres; 2° Pédoncule : quelques fibres libériennes ou péricycliques en petit nombre, par deux ou trois, à contour arrondi, à cavité réduite.

P. brevicaule : pas de fibres ni dans le tubercule, ni dans le pédoncule floral.

P. Drakei. 1° Tige : quelques fibres en petit nombre; 2° Pédoncule : fibres libériennes ou péricycliques aplaties, à cavité accusée, assez nombreuses, rapprochées en paquets sans être cependant accolées.

quer ici que les caractères anatomiques particuliers qui différencient les types de Cloisel, de Grandidier, s'ajoutent à des particularités florales et de port des plantes qui obligeront vraisemblablement à les élever au rang d'espèces.

Dans la forme de M. Cloisel, l'épiderme du pédoncule floral est assez spécial, il est à membranes externes très épaissies et très saillantes, papilleuses. Ce caractère ne se retrouve plus dans le type de M. Grandidier. Or ces deux plantes sont des arbres courts, à tronc charnu, de taille petite, ce qui les distingue assez nettement du *P. Lamerei* type, qui a normalement 2, 3 et même 4 mètres. Il y a aussi des différences florales, ainsi que nous l'avons déjà dit, car la taille des fleurs décroît dans l'ordre suivant : *P. sp.* de M. Grandidier, *P. sp.* de M. Cloisel, et *P. Lamerei* (échantillon Alluaud et Geay).

En terminant ce travail, nous tenons à adresser nos remerciements aux personnes à l'obligeance desquelles nous devons les documents qui nous ont permis de l'entreprendre, notamment à Mme Drake del Castillo; M. Engler, directeur du Muséum de Berlin ; M. Hemsley, de l'herbier de Kew ; M. Lecomte, professeur de botanique au Muséum ; MM. Geay et G. Grandidier, explorateurs, qui ont récolté d'importantes collections à Madagascar.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE I

1, *Pachypodium Rutenbergianum*, Perrier de la Bathie, n° 934, tige, fleurs, fruits. — **2**, *id.*, tige, feuilles. — **3** et **3'**, *id.*, fleurs détachées. — **4**, *Pachypodium Lamerei* (Alluaud, n° 11), fragment de tige. — **5**, *id.*, photographie de M. Alluaud (collection de Mme Drake). — **6**, *id.*, feuilles (Alluaud, n° 11). — **7**, *id.*, fruit en divers états de développement. — **8**, *id.*, sommet de tige avec jeunes feuilles. — **9**, Fleur de *Pachypodium Lamerei*? (Geay, n° 6353). — **9'** Fleur de *Pachypodium Lamerei*? (Grandidier). — **10**, *Pachypodium Geayi*, feuilles (Geay, n° 6064). — **11**, *P. Geayi* (Geay, exemplaires vivants cultivés au Muséum). — **12**, *Pachypodium ramosum* (G. Grandidier, Behara). — **13**, *P. ramosum*, photographie de Sikora communiquée par M. Grandidier.

PLANCHE II

1, *Pachypodium rosulatum*, var. *typica* (Hildebrandt, n° 3114). — **2**, *P. id.*, var. *stenantha* (G. Grandidier, Ambahibato). — **3**, *P. rosulatum*, tige. — **4**, *P. id.*, photographie de M. Grandidier. — **5**, *P. rosulatum*, var. *stenantha* (mission Alluaud). — **6**, *P. Baroni* (Baron, 5874). — **7**, *P. Drakei* (Perrier de la Bathie, n° 968). — **8**, *P. densiflorum* (G. Grandidier). — **9**, *id.* (Deans Cowan). — **10**, *P. brevicaule* (Hildebrandt, n° 3586).

REVISION

DES

ASCLÉPIADACÉES DE MADAGASCAR

Par MM. COSTANTIN et GALLAUD

La flore malgache a déjà donné lieu à de nombreux travaux et on a pu établir, à son sujet, des résultats importants. Mais, pour la plupart, ils sont dispersés dans des mémoires généraux ou, quand il s'agit de monographies spéciales à Madagascar, elles sont d'une date assez ancienne et sont alors incomplètes par suite de l'insuffisance des documents réunis à cette époque. Avant la pacification de l'île et sa soumission complète à la France, on n'en connaissait bien que les parties les plus abordables ; pour le reste il fallait s'en tenir aux matériaux, relativement peu abondants d'ailleurs, rapportés par quelques hardis voyageurs.

Depuis plusieurs années, Madagascar est passée tout entière sous la domination de la France et on a pu y organiser plus facilement des voyages d'exploration méthodique, atteindre des régions jusqu'alors mal connues ou totalement ignorées et aux matériaux déjà réunis ajouter une ample moisson d'observations et de documents nouveaux qui complètent heureusement nos connaissances sur la flore si particulière et si intéressante de notre colonie.

Il serait très utile de tenter de donner une sorte d'inventaire des richesses botaniques de la grande île africaine. Plusieurs raisons le rendent nécessaire. C'est d'abord l'abondance des documents nouveaux ou inédits qui existent maintenant au Muséum. Les explorations très fructueuses de zélés voyageurs

tels que MM. A. Grandidier, Baron, Grevé, Douliot, Hildebrandt, Rév. Cowan, G. Grandidier, Alluaud, Geay, permettent d'étudier en détail et sur des échantillons fort bien préparés nombre de types nouveaux. De plus, une revision minutieuse du grand herbier du Muséum fait découvrir, provenant des récoltes déjà anciennes, beaucoup de formes, qui, jusqu'à présent, n'ont pas été décrites ou qui ne l'ont été que de façon très incomplète.

Sans doute, il reste encore beaucoup à faire dans cette voie de la reconnaissance des richesses botaniques de Madagascar et notre travail aura bientôt besoin d'être complété à son tour, mais une autre raison nous engage à ne pas différer plus longtemps la publication des résultats acquis à ce jour. De plus en plus l'effort des coloniaux se porte vers l'exploitation rationnelle et méthodique des richesses naturelles de nos possessions. Quand il s'agit de produits végétaux, la base d'une telle exploitation est, sans contredit, une connaissance précise de la flore de la région. Pour nous en tenir à la question du caoutchouc, qui ne sait de quelle importance capitale est la détermination botanique exacte des plantes à exploiter ou à mettre en culture et combien de mécomptes auraient été épargnés si l'on avait eu les moyens de distinguer scientifiquement les espèces caoutchoutifères de celles, souvent fort voisines, qui ne le sont pas ou le sont très peu ?

Ce sont ces mêmes raisons qui nous ont poussé à commencer ce travail de revision par les Asclépiadées. C'est, parmi les familles malgaches de plantes à latex, l'une des plus touffues et celle où la petitesse fréquente des fleurs, l'uniformité de structure, qui n'exclut pas cependant la multiplicité des types, rendent la spécification la plus difficile. Aussi n'avons-nous pas hésité à donner des descriptions très détaillées chaque fois que cela nous a paru nécessaire.

Ajoutons que dans cette famille se rencontrent nombre de types tout à fait spéciaux à Madagascar et aux îles voisines, ce qui permet de fixer quelques-uns des caractères les plus saillants de cette flore malgache, qui se recommande aux chercheurs par un si grand nombre de particularités intéressantes et qui soulève tant de problèmes passionnants de géographie botanique ou de biologie générale.

PÉRIPLOCÉES

GENRE PENTOPETIA (1)

Pentopetia androsæmifolia Decaisne (Pl. III, fig. 1).

Tige grimpante, volubile, s'enroulant quelquefois par des parties qui portent des feuilles, de couleur brun rougeâtre sur les parties un peu épaissies (2 millimètres de diamètre) avec des lenticelles roussâtres; nœuds renflés à cause des bases persistantes des pétioles et portant souvent de petits arcs de poils roux.

Feuilles glabres, ovales, acuminées, arrondies vers le pétiole (fig. 1, pl. III) : dimensions du limbe variables (5-7 centimètres de long sur 3-5 centimètres de large), pétiole 5 millimètres; au voisinage des rameaux floraux les feuilles deviennent plus petites (2^{c} à 2^{c},5 de long); nervation assez caractéristique, à nervures secondaires arquées en arceau vers la périphérie très près du bord et assez haut sur le limbe de façon que la surface comprise entre deux nervures secondaires soit en forme de croissant.

Inflorescence en cyme assez régulièrement dichotome, comprenant souvent de 10-20 fleurs, assez lâche, à pédicelles ténus et grêles, le tout ayant 3 centimètres de haut (fleur comprise); quelques dimensions des parties de l'inflorescence sont, par exemple : pédoncules, 7 millimètres; pédicelles de premier ordre, 5 millimètres ; pédicelles de 2e et 3e ordre portant les fleurs, 12 millimètres; bractées de l'inflorescence de 1 millimètre de long.

Fleurs d'un vert jaunâtre, 9-14 millimètres (pl. IV, fig. 1, aspect de la fleur). *Calice* à dents aiguës, se rabattant vers l'extérieur, membraneuses, quelquefois mouchetées de stries roussâtres; sépales à préfloraison quinconciale 2^{mm},5 × 1-1^{mm},5; glandes sécrétrices entre les dents du calice et à l'intérieur, souvent doubles, quelquefois simples, d'un vert clair. *Corolle* en cône très allongé dans le bouton, présentant alors très nettement un enroulement des lobes qui se recouvrent les uns les autres de gauche à droite; corolle épanouie ayant une forme allongée, à lobes très étroits et longs, 6-9^{mm} × 1-1^{mm},5 ; les divisions de cet organe s'étendent sur les trois quarts ou les quatre cinquièmes de sa longueur; à la hauteur des étamines et au-dessus, la corolle est souvent poilue intérieurement; au-dessous, entre les cinq filets il y a cinq sortes de gouttières s'effilant en bec au-dessus de la partie basilaire de la corolle. *Coronule* formée de cinq filaments fixés au-dessous des échancrures de la corolle et dépassant nettement les lobes de celle-ci (2); leur longueur peut présenter des variations, mais ils sont normalement plus grands que la corolle; ils sont enroulés en pelotons dans le bouton d'une manière irrégulière, souvent aplatis à leur base ou dans leur longueur, rarement ramifiés.

(1) Nous avons publié une note préliminaire sur ce genre dans laquelle nous avons donné un tableau synoptique des espèces malgaches (Cost. et Gall., *Bull. du Muséum d'hist. nat.*, t. XIII, 1907, p. 439).

(2) Accidentellement, nous avons vu quelquefois les filaments plus courts que la corolle, mais cela nous a toujours paru exceptionnel dans les formes types.

Étamines formant une masse ovoïde au fond du tube de la corolle, recouvrant la tête stigmatique ; les anthères se prolongent par un appendice pointu, étroit, de $0^{mm},5$ de long, poilu (pl. IV, fig. 1'); sur le dos et sur les arêtes d'accolement à l'anthère voisine, il peut y avoir quelques poils rares; le filet est assez long, poilu intérieurement; translateur en forme de pelle, à pied allongé, élargi irrégulièrement en bas; pollen à grains en tétrades (pl. IV, fig. 1''').

Pistil à tête stigmatique conique un peu élevée, présentant des dépressions en face des translateurs (pl. IV, fig. 1'').

Le *Fruit* (que Decaisne n'avait pas eu l'occasion d'observer) est formé de deux follicules lisses, glabres, légèrement arqués en dedans, se touchant à la base, mesurant 8-9 centimètres de long sur 5 millimètres de large. *Graines* de $6^{mm} \times 2^{mm}$, ayant une crête longitudinale peu saillante sur une face; aigrette sessile, bien fournie, $3^{c},5$ de long.

Échantillons. — Commerson ; Baron, 4787 ; Herb. du Mus. n° 533 ; A. Grandidier, Tulléar, nov.-déc.-janv. 1868-69.

Remarque. — Parmi les formes qui se rattachent au *Pentopetia androsæmifolia* on peut en distinguer un certain nombre qui ne sont que de légères variations du type fondamental ; d'autres, au contraire, sont beaucoup plus aberrantes et méritent d'être considérées comme des sous-espèces tant elles ont des caractères différenciels frappants. Parmi les premières nous signalerons les variétés *cordifolia*, *Cowani* et *scabra* ; nous relevons dans les secondes sous-espèces *pilosa*, *lanceolata*, *multiflora* et *ovalifolia*.

Var. *cordifolia* nob.

Feuilles arrondies à la base et souvent aussi au sommet.

Échantillons de Bojer, de Grevé n° 83, de Geay 4920, 4923, 4924 et 3337 (latex acide, nom vulgaire *Tsompia*).

Le nom vulgaire *Tsompia* nous amène à rattacher à la série actuelle un échantillon de Douliot (reçu le 12 nov. 1891) qui porte le nom *Tsompiha* sur l'étiquette (Mahovalivisky, août 1891): la plante ne porte ni feuilles, ni fleurs; la tige est rougeâtre avec des renflements aux nœuds résultant des bases des pétioles, présentant quelques touffes de poils au-dessus.

Var. *Cowani* nob.

Variété distincte à feuilles plus épaisses, à teintes différentes sur les deux faces ; ce changement dans la texture et la consistance indique une variation qui tend à rapprocher les formes de *l'androsæmifolia* des types du *Cotoneaster* dont les feuilles ont la dureté du cuir.

Échantillons du Rév. W. Deans Cowan récolté en 1880 à Ankafana. Nous rattachons à ce même type le n° 21 de l'herbier du Muséum portant des feuilles tout à fait semblables aux précédentes et un fruit.

Var. *scabra* nob.

Cette variété a tout à fait l'aspect de *l'androsæmifolia* par ses feuilles et par ses fleurs (forme et dimensions), mais la face supérieure de la feuille est couverte de poils extrêmement courts, en forme de crochets, que l'on ne distingue bien qu'avec une forte loupe, en les éclairant convenablement, car ils sont très peu développés. La *corolle* est très longue (14 millimètres), à lobes étroits (1mm,5). Cette plante fait transition vers les types à feuilles poilues tels que le *multiflora* Boivin.

On ne peut pas le considérer comme passant au *Cotoneaster* Decaisne, car dans ce dernier la face inférieure est tomenteuse tandis qu'ici elle est toujours glabre.

Échantillon de Boivin, n° 2465.

La variété *scabra*, qui est un *androsæmifolia* non seulement par les dimensions de ses feuilles mais aussi par ses étamines, peut nous servir de transition vers des formes beaucoup plus aberrantes qui pourraient être élevées au rang d'espèces, mais que nous maintiendrons à l'état de sous-espèces afin de bien marquer leurs affinités avec le stirpe *androsæmifolia* : ce sont le *multiflora* Boivin, le *pilosa* nob, le *lanceolata* nob, l'*ovalifolia* nob, qui constituent une série dont le dernier terme et le plus distinct serait le *P. gracilis* de Decaisne, dont nous conserverons, à cause de cet auteur, l'autonomie spécifique.

Pentopetia androsæmifolia sub. sp. **multiflora** Boivin.

Foliis 3 c. longis, superne pilosis, dessiccatione brunneo-purpureis, subtus glabris, virentibus; floribus minimis 6-7 m. m. longis; squamæ 5 subulatæ, filiformis, 5-6 m. m., sub sinubus insertæ.

Tiges grisâtres, à lenticelles rares, roussâtres, à nœuds renflés par le coussinet des feuilles et des branches tombées.

Feuilles nettement poilues (poils très courts) à la face supérieure qui est d'une teinte brun pourpre à l'état sec (1), la face inférieure étant glabre et vert grisâtre (2); leur forme est ovalaire, leurs dimensions petites relati-

(1) Cette teinte est due à une coloration brun pourpre du contenu des cellules de l'épiderme supérieur.

(2) Dans le *Bull. du Muséum*, 1907, il faut lire devant l'accolade, à *multiflora*, au lieu de feuilles glabres, feuilles *glabres inférieurement*.

vement à celles des *androsæmifolia* types 1,5-3c,5 × 6-18 millimètres, le pétiole a 5 millimètres; le sommet du limbe est en pointe ou sub-arrondi, la base est arrondie.

Inflorescences assez richement fournies ayant jusqu'à une douzaine de fleurs groupées en cyme dichotome.

Fleurs petites, 2-8 millimètres, dont les boutons ovoïdo-coniques deviennent coniques en s'épanouissant. *Calice* large, pointillé de rouge; glandes calycinales, les unes simples, les autres bifides. *Corolle* courte, 6-8 millimètres, pointillée de rouge, à lobes larges, 5-6mm × 3 millimètres, couvrant à droite. *Coronule* formée de cinq filaments pelotonnés dans le bouton, atteignant quelquefois à peine le sommet de la corolle, souvent l'égalant et même la dépassant.

Etamine à anthère pourvue d'un appendice étroit, long, poilu; dos de l'anthère peu ou pas de poils.

Observations. — Cette sous-espèce, qui avait été distinguée par Boivin, n'a pas été décrite à notre connaissance; elle se rattache à la variété *scabra* décrite plus haut par ses feuilles poilues supérieurement. Elle s'en distingue par ses feuilles plus petites et ses fleurs de moindre dimension; elle se rapproche du *Cowani* par la teinte différente des deux faces de ses feuilles.

Échantillon. — Boivin n° 2465. Nord de Madagascar, Diégo-Suarez, parmi les broussailles, dans les terrains un peu humides.

Pentopetia androsæmifolia sub. sp. **pilosa** nob. (pl. III, fig. 2).

Foliis obovato-acuminatis ; antheræ a stigmate liberæ, apiculis dense ciliatis inter se connatis terminatæ, dorso pilosæ ; squamis corolla longioribus.

Feuilles glabres sauf au sommet de la face supérieure où il y a quelques poils disséminés; la face supérieure est brun rougeâtre tandis que la face inférieure est vert pâle; la forme de ces feuilles varie, les unes sont ovales, aiguës au sommet avec un limbe de 25mm × 11mm et un pétiole de 5 millimètres, les autres sont étroites, lancéolées et plus petites 16mm × 10mm; les pétioles sont légèrement poilus, surtout à la base sur la gaine (pl. III, fig. 2); les stipules, de très faibles dimensions (0mm,5), sont ovalaires, poilues au sommet.

Inflorescences axillaires en cyme dichotome, de 3-6 fleurs; pédoncule commun court, 2 millimètres ; derniers pédicelles (florifères) grêles de 8-18 millimètres de long.

Fleurs dépassant 1 centimètre (pl. IV, fig. 2, aspect général de la fleur). *Calice* à sépales effilés, étroits, poilus au sommet, roux brun extérieurement, striés de brun roux intérieurement; glandes calycinales brun rouge, quelquefois divisées en deux entre deux sépales. *Corolle* 10-11 millimètres formée de pétioles étroits, longs et pointus, poilus à la base, striés de roux extérieurement, l'in-

térieur ne présentant pas de stries de cette couleur; partie soudée des pétales très courte, de 1mm,5 de long environ. *Coronule* formée de filaments dépassant la corolle, souvent aplatis à la partie supérieure et ramifiés.

Étamines très poilues sur le dos de l'anthère, à connectif surmonté d'un appendice terminal, étroit, long et très poilu (pl. IV, fig. 2', 2"); translateur à base ovoïde jaune pâle, la partie terminale en forme de pelle de couleur jaune d'or sur le dos (pl. IV, fig. 2" et 2‴).

Pistil à tête stigmatique conique (pl. IV, fig. 2').

Observations. — Cette sous-espèce du groupe *androsæmifolia* est intimement liée aux types de ce stirpe par la forme des étamines à long appendice poilu, mais ici le dos de l'anthère est très poilu ; entre outre, elle a des feuilles très petites ; à ce point de vue elle se rapproche de l'*ovalifolia* et du *lanceolata,* mais ces deux dernières sous-espèces ont une coronule plus courte que la corolle.

Échantillon. — Herbier du Muséum, n° 1741.

Pentopetia androsæmifolia *sub. sp.* **lanceolata** nob. (pl. III, fig. 3).

Foliis ovato-lanceolatis, glabris, 2-2c,5 longis, bicoloribus ; squamis corolla brevioribus.

Tige grisâtre et striée irrégulièrement de purpurin noirâtre, à lenticelles nombreuses, présentant souvent des poils roux courts en dedans des rameaux.

Feuilles fermes, épaisses, glabres, ovales, lancéolées (pl. III, fig. 3), limbe de 2-2c,5 × 1-1c,2, arrondi à la base, aigu au sommet, de deux teintes, face supérieure brune ; pétiole 4-6 millimètres; stipules arrondies à la base, à sommet déchiqueté poilu, de 1 millimètre de haut, soudées à la base des pétioles.

Inflorescences irrégulièrement dichotomes, largement étalées, divariquées, à fleurs assez nombreuses; pédoncules et pédicelles glabres, assez grêles, 8 à 12 millimètres.

Fleurs en entonnoir, 8 à 11 millimètres. *Calice* à divisions larges (2mm,5), poilues aux bords, maculées de rouge; glandes entre les sépales groupées par deux (l'une pointue et l'autre bidentée, par exemple). *Corolle* à lobes allongés étroits, 8-11mm × 1-2mm. *Coronule* formée de 5 filaments plus petits que la corolle, ondulés, dépassant un peu le milieu des pétales.

Étamines à anthère un peu poilue sur le dos, à connectif surmonté d'un appendice poilu, triangulaire assez large à la base (largeur égalant presque l'anthère) (pl. IV, fig. 3); filet poilu.

Observations. — Cette sous-espèce se distingue par sa coronule courte, ses feuilles petites, ses anthères surmontées d'un appendice triangulaire. L'*ovalifolia* voisin a des feuilles un peu

plus petites, non lancéolées et l'appendice de l'anthère est plus étroit.

Échantillon. — Baron n° 1940 (l'étiquette porte *androsæmifolia*).

Pentopetia androsæmifolia sub sp. **ovalifolia** nob. (pl. III, fig. 5).

Foliis ovatis, bicoloribus, 15-17 m. m. longis; squamis corolla brevioribus.

Feuilles glabres, ovales (pl. III, fig. 5) ou échancrées au sommet qui porte un petit mucron très court; limbe de 15-17^{mm} × 7-10^{mm}, de couleur plus foncée en dessus, vert pâle en dessous.

Inflorescence en cyme dichotome, ayant quelquefois 5 fleurs; pédoncules et pédicelles de 6 millimètres; bractées assez longues, 5 millimètres, rougeâtres.

Fleurs 10-12 millimètres, rougeâtres, bouton en forme de cône ou d'œuf, atteignant 7^{mm} × 2^{mm} avant l'épanouissement, enroulement à droite (pl. IV, fig. 4, aspect de la fleur). *Calice* 5 millimètres, fendu presque jusqu'à la base, à sépales étroits 5-5^{mm} × 1^{mm},5. *Corolle* de consistance ferme, épaisse, poilue dans le tube, profondément divisée, lobes 7-8^{mm} × 1^{mm},5. *Coronule* formée de 5 filaments droits, courbés en crochet au sommet, plus petits que la corolle, 3^{mm},5.

Étamines à anthères un peu poilues sur le dos; connectif à appendice étroit, pas très long, très poilu; filets poilus (pl. IV, fig. 4'); translateur en cuiller.

Observations. — Sous-espèce faisant passage au *gracilis*, mais à feuilles un peu plus grandes; elle se rattache au *lanceolata* dont elle se distingue par la forme de ses feuilles et l'appendice de son étamine, au *multiflora* dont elle se différencie par ses feuilles glabres et sa coronule, au *pilosa* dont elle s'éloigne par sa coronule courte.

Échantillon. — Baron n° 2792.

Pentopetia gracilis Decaisne (pl. III, fig. 6).

Plante grêle, volubile.

Tige renflée aux nœuds avec touffes de poils roux au-dessus des cicatrices et au-dessus des rameaux; jeunes rameaux poilus, à poils très courts, disparaissant rapidement.

Feuilles polymorphes, les unes linéaires, étroites, allongées (25^{mm} × 1^{mm}), les autres ovales, lancéolées, amincies vers le bas (13^{mm} × 4^{mm}) (pl. III, fig. 5); limbe de deux teintes dans les deux cas, la face supérieure foncée, la face inférieure d'un vert grisâtre, les bords de la feuille repliés en dessous; quelques poils rares au sommet, surtout à l'état jeune; pétiole, 1 millimètre.

Inflorescence grêle, 2-3 fleurs, en cyme dichotome; pédoncules et pédicelles 2-3 millimètres, à poils rares.

Fleurs 6-7 millimètres, présentant des traces de coloration rouge sur le sec, noircissant extérieurement; bouton floral conique au sommet, non pointu, presque ovoïde, à divisions tordues et se recouvrant à droite (pl. IV, fig. 5, aspect général de la fleur). *Calice* un peu gamosépale, à divisions allant presque jusqu'en bas, avec traces de coloration rouge purpurin; sépales étroits $1^{mm},8$ à $2^{mm},5$ de long; glandes petites, jaunâtres et pâles à l'intérieur, rapprochées 2 à 2 ou bifides.

Échantillon. — Bojer.

Pentopetia graminifolia nob. (pl. III, fig. 8).

Foliis linearibus (9 c. longis, $1^{mm},5$ latis), marginibus revolutis, acuminatis, fasciculatis; calyx 5-partitus; corolla campanulata, infundibuliformis vel rotata; squamis 5 subulatis, filiformibus, corolla brevioribus; antheræ glabræ, apiculis triangularibus non ciliatis inter se connatis terminatæ.

Tige rougeâtre, noueuse, irrégulière, avec des bosses aux nœuds tantôt d'un côté, tantôt de l'autre; cette particularité résulte de la présence aux nœuds de cicatrices multiples dues aux feuilles tombées.

Feuilles en fascicules, apparaissant vers la même région de la tige; en réalité ce sont des nœuds superposés successifs, mais séparés par des entre-nœuds presque nuls; ces fascicules peuvent comprendre 8 grandes feuilles et un certain nombres de petites; ils se montrent soit sur la partie terminale de la tige, soit sur des branches latérales qui peuvent être très courtes avec 6-10 feuilles rapprochées (pl. III, fig. 8). Les *feuilles* sont remarquables par leur forme, linéaires, extrêmement étroites et longues, $6\text{-}9^{c} \times 1^{mm},5\text{-}2^{mm}$, s'effilant en pointe à l'extrémité, sans pétiole à la base; nervure médiane unique; limbe canaliculé en dessous, bords se repliant vers le bas.

Inflorescences terminales ou latérales, apparaissant au milieu des fascicules foliaires, en cyme dichotome à 3-4 fleurs; pédoncules 8 millimètres; pédicelles 5 millimètres, avec quelques poils.

Fleurs à bouton ovoïde-conique $7^{mm} \times 3^{mm},5$, de 10-12 millimètres de large quand elle est ouverte (pl. IV, fig. 4, aspect général de la fleur). *Calice* assez grand relativement, 2 millimètres; glandes entre deux sépales voisins. *Corolle* campanulée ou en entonnoir, 8 millimètres de haut, s'étalant à la fin en étoile; lobes assez larges (2 millimètres), à nervation réticulée apparente. *Coronule* formée de 5 filaments droits, courts ($3^{mm},5$), légèrement infléchis en crosse au sommet, n'arrivant pas à la hauteur de la moitié des lobes de la corolle, soudés aux filets des étamines correspondantes (pl. IV, fig. 6).

Etamines glabres, anthère de forme triangulaire parce que l'appendice pointu qui la surmonte est d'une seule venue avec elle; l'ensemble de ces anthères forme un cône saillant au fond de l'entonnoir de la corolle (pl. IV, fig. 6'); cet androcée proémine tout à fait quand la corolle s'étale en roue; filets courts, glabres.

Observations. — Baillon avait reconnu un *Pentopeti* dans

cette espèce, mais il ne lui avait pas donné de nom spécifique bien qu'elle se distingue, dès le premier aspect, de tous les autres représentants du genre. Elle ne présente que des affinités lointaines avec le *gracilis* par ses feuilles linéaires ; mais la forme de l'étamine, les dimensions des feuilles, le raccourcissement des entre-nœuds l'en distinguent.

Échantillon. — Rév. W. Deans Cowan, août 1880, sur rochers Horombe, Ibara.

Pentopetia Cotoneaster Decaisne.

Tige lenticellée, dont les nœuds présentent les restes des talons persistants des pétioles des feuilles tombées; parties âgées glabres, mais parties jeunes couvertes de poils roussâtres ou grisâtres.

Feuilles de consistance ferme, ovalaires, à sommet obtus mais mucroné, dont les faces sont de deux teintes différentes, la face inférieure est grisâtre, la face supérieure foncée : la teinte grise du dessous est due à un tomentum très apparent, la face supérieure a des poils appliqués plus rares; la nervure principale et les nervures secondaires sont seules apparentes à cause du tomentum en dessous, ces dernières rejoignent le bord de la feuille; en s'infléchissant vers les nervures suivantes, elles deviennent peu visibles au bord par suite du feutrage; les dimensions du limbe sont $25\text{-}33^{mm} \times 12\text{-}18^{mm}$; pétiole, de 2-4 millimètres ; les bords de la feuille sont recourbés en dessous.

Inflorescence en cyme fourchue 1-6 fleurs ; pédoncules (6 millimètres et pédicelles (8 millimètres, 3 millimètres, 15 millimètres) couverts d'une pubescence rousse ou grise.

Fleurs rouges assez grandes, étalées en étoile à la maturité $1^c,5$ (pl. IV, fig. 7, aspect général de la fleur). *Calice* formé de sépales allongés, pointus, étroits, de $3^{mm}5, \times 1^{mm}$, couverts d'une pubescence assez dense mais courte, grise, masquant le fond pourpre noirâtre; préfloraison quinconciale; glandes petites, jaunâtres. *Corolle* profondément divisée, à lobes s'étalant en étoile, de couleur rouge pourpre vif supérieurement, d'un gris rosé extérieurement (par la sécheresse); hauteur de la corolle, 10 millimètres; partie libre de la corolle, $6^{mm},5$; largeur d'un pétale, 3-4 millimètres; ces lobes se recouvrent mutuellement de gauche à droite; à la base des pétales, il y a un bourrelet sur lequel s'insèrent les étamines et des crêtes poilues au fond de la corolle, entre 2 étamines. *Coronule* formée de filaments assez courts, 3 millimètres, s'insérant entre deux divisions de la corolle; ces filaments sont droits (pl. IV, fig. 7') ou légèrement infléchis au sommet.

Étamines groupées en tête arrondie saillante quand la corolle est étalée et recouvrant le style ; cette masse ovoïde de 2 millimètres de large est attachée à la corolle par 5 filets grêles, poilus sur leur face interne; anthère glabre, à connectif surmonté d'un appendice glabre, court, triangulaire, pointu (pl. IV, fig. 7').

Fruits géminés, $9^c \times 4^{mm}$, allongés, très pointus, velus, portés par un pédoncule couvert de poils roussâtres ($1^c \times 0^{mm},5$).

Observations. — Le *P. Cotoneaster* est un type très distinct de tous ceux que nous venons de décrire jusqu'ici par la forme des étamines à appendice court et sans poils et par le tomentum épais et laineux qui couvre, au contraire, la face inférieure des feuilles.

Échantillon. — Baron n° 3022.

Pentopetia Cotoneaster sub. sp. **Thouarsi** nob.

Foliis ovatis, apiculatis, bicoloribus, subtus tomentosis, mox glabris ; corolla rotata ; squamis brevibus ; stamina non inclusa.

Tige très allongée, grimpante, volubile, de couleur brun rouge, presque noirâtre, avec de nombreuses lenticelles, entre-nœuds relativement allongés, glabres sauf sur les pousses jeunes où s'observent quelques poils disséminés.

Feuilles plus grandes que dans le *Cotoneaster* type ; limbe 3-6^c × 1-3^c, ovalaire, terminé par un appendice acuminé très accusé de 5^{mm} × 3^{mm} ; consistance ferme, rappelant le cuir, correspondant à une épaisseur notable ; deux teintes, très différentes sur les deux faces car la face supérieure est presque noirâtre, l'inférieure est beaucoup plus pâle (sur le sec) ; à l'état adulte, les feuilles sont absolument glabres sur les deux faces, mais sur quelques-unes d'entre elles on peut apercevoir à la face inférieure par plaques des traces d'un feutrage en grande partie détruit qui doit avoir recouvert d'une manière plus complète les feuilles jeunes ; cependant même sur les feuilles plus petites que la taille moyenne normale le tomentum a en grande partie disparu ; nervation peu apparente sur la face supérieure.

Inflorescence en cyme irrégulièrement dichotome ; pédoncules et pédicelles des premiers ordres courts 2-5 millimètres ; pédicelles florifères 15 millimètres.

Fleurs s'étalant en étoile (14 millimètres) au moment de l'anthèse de manière que le gynostème avec les étamines et la coronule soient très nettement visibles. *Calice* à sépales de 4 millimètres de haut sur 1^{mm},8 de large, à préfloraison quinconciale. *Corolle*, 10 millimètres de haut ; lobes étalés à la fin de 6-7^{mm},5 × 3 millimètres, pointillés de pourpre à la base. *Coronule* courte formée de 5 filaments de 3^{mm},5.

Étamines saillantes, formant un glomérule de 3 millimètres ; anthères non poilues 2 millimètres, avec une courte pointe triangulaire, glabre ; filet poilu à la base (1^{mm},4.)

Observations. — Cette sous-espèce du stirpe *Cotoneaster* se distingue par ses feuilles plus grandes et devenant glabres. Sa ressemblance se manifeste surtout par l'étamine qui est de même forme et glabre sur son anthère et son appendice.

Échantillon. — Herb. Mus. Du Petit-Thouars.

Pentopetia Cotoneaster sub sp. **glabra** nob.

Foliis ovato-acuminatis, glabris, 3 c. longis.

L'échantillon 5431 de Baron (qui porte le nom de *Cryptolepis*) rappelle au premier aspect le *Pentopetia Cotoneaster* par les dimensions de ses feuilles glabres et ovales acuminées et par la longueur des filaments de la coronule.

Feuilles glabres, à surface inférieure comme chagrinée, ovalaires, acuminées au sommet, à base en cœur, de deux teintes, plus foncées à la face supérieure, de consistance moins ferme que dans le *Thouarsi* et moins épaisse, limbe 3c × 14 millimètres ; pétiole, 5 millimètres.

Inflorescence terminale ou latérale, en cyme dichotome, pouvant comprendre jusqu'à 8 fleurs; pédoncule, 4 millimètres; pédicelle, 8 millimètres.

Fleurs à lobes s'étalant de manière que le gynostème et la coronule apparaissent au dehors, de couleur rouge; bouton floral conique à partie ventrale élargie, à sommet peu pointu, 5 millimètres × 3 millimètres, 4 millimètres × 2 millimètres. *Calice* à préfloraison quinconciale, glabre, formé de sépales assez larges 1 millimètre sur 2 millimètres de haut, à sommet pointu; glandes calycinales rapprochées par deux, pointues, entre deux sépales. *Corolle* poilue dans le bas, de deux teintes, rouge supérieurement, d'une teinte plus pâle (sur le sec) inférieurement; hauteur de la corolle, $8^{mm},5$: elle s'étale en étoile divisée aux 3/4 ou aux 4/5; les lobes sont allongés 6-7 millimètres × $1^{mm},5$-$2^{mm},5$; ils se recouvrent réciproquement vers la droite; bourrelet à la base des lobes. *Coronule* formé de 5 filaments allongés, tortillés, qui atteignent la longueur des lobes de la corolle, $7^{mm},5$.

Étamines rapprochées au-dessus de la tête stigmatique, formant une masse de 2 millimètres de large, attachée à la corolle par 5 filets staminaux; anthères ovalaires à sommet pointu effilé, quelquefois irrégulier et pourvu de quelques poils; filet bien distinct, beaucoup plus étroit que l'anthère; translateur à partie terminale ovalaire jaune d'œuf surmontant une partie basilaire courte, de sorte que la cuiller est comme sessile.

Pistil à tête stigmatique conique vers le haut et cylindrique à la base.

Observations. — Nous avions été tentés d'élever ce type au rang d'espèce, mais un examen attentif nous a conduit à l'opinion qu'il s'agissait d'une forme du *Cotoneaster* glabre et à coronule longue. Les étamines ont, il est vrai, une forme un peu différente.

Pentopetia Cotoneaster sub sp. **Acustelma** (pl. III, fig. 9).

Acustelma Grandidieri Baillon (*Bull. Soc. Linn.*, II, 803).

Tige rougeâtre poilue, à lenticelles roussâtres.

Feuilles ovalaires, à base en coin, à sommet arrondi mais présentant un petit mucron (pl. IV, fig. 9), 15 à 25 millimètres × 8 à 13 millimètres; dans certains échantillons la feuille devient ovalaire lancéolée à sommet aigu ; feuilles de deux teintes, brunes en dessus, grises en dessous ; face supérieure

poilue, face inférieure cotonneuse, bords de la feuille repliés en dessous.

Les feuilles de l'*Acustelma* sont comme forme tout à fait semblables à celles du *Pentopetia Cotoneaster*; elles ont le même duvet cotonneux gris à la face inférieure et les poils courts, appliqués sur la face supérieure.

Inflorescence en cyme dichotome assez riche, ombelliforme.

Fleur rouge présentant, lorsqu'elle est en bouton, la forme d'une petite masse globuleuse ovoïde, de 9 millimètres de long sur 4^{mm},6 de large (pl. IV, fig. 8, aspect général de la fleur); elle s'étale largement à l'anthèse, ses différents lobes se séparent nettement les uns des autres, l'ensemble conservant d'abord un aspect général d'entonnoir puis d'étoile (10 millimètres de large), les étamines étant très saillantes. *Calice* à préfloraison quinconciale; il est couvert de poils très nombreux, mais courts, qui deviennent seulement un peu plus longs sur le pédoncule; les sépales sont allongés, aigus, triangulaires, 5^{mm} $\times$ 1^{mm},8. Glandes vert jaunâtre entre 2 sépales, bidentées ou irrégulièrement dentées. *Corolle* assez épaisse, pourpre vif supérieurement, roussâtre (sur le sec) inférieurement; au bord de cette corolle, on voit que la teinte résulte d'une multitude de traits pourpres ou de ponctuations irrégulières, qui deviennent plus nombreuses dans la région médiane de sorte que la coloration paraît uniforme; dans la partie basilaire de la corolle qui est en tube, le fond réapparaît et c'est un réseau de parties pourpres que l'on observe; hauteur de la corolle, 10^{mm},8; lobe pétalaire allongé étroit 6^{mm} $\times$ 3^{mm}. La nervation est formée d'une nervure médiane se bifurquant en haut et de nervures (2 de chaque côté) qui courent presque parallèlement à la première et se ramifient irrégulièrement. *Coronule* formée de filaments très courts atteignant 1-2^{mm},5, situés un peu au-dessous du sinus (1).

Étamines saillantes hors du tube de la corolle, insérées un peu au-dessous des filaments de la coronule; leur filet est court, poilu, élargi (pl. IV, fig. 8^{v} et 8^{vii}); les anthères sont glabres, un peu plus larges que le pied, à sommet court, légèrement mucronulé, non poilu; translateurs à dos jaune en forme de spatule dont la poignée serait renflée et blanche, la partie supérieure élargie ovalaire et jaune inférieurement terminée en pelle arrondie; pollen jaune roussâtre.

Le *Pistil* de la fleur normale est à style relativement plus court et la tête stigmatique renflée, sur laquelle sont appliqués les translateurs qui en marquent le sommet, n'est pas très allongée (2) (pl. IV, fig. 8^{vi}).

(1) Sur un échantillon (celui de Grandidier), nous avons trouvé (est-ce accidentel?) des fleurs uniquement femelles et au-dessous de la coronule filamenteuse se trouvait une petite écaille présentant un pied court avec une tête légèrement jaunâtre un peu mucronée au sommet et déprimée vers l'intérieur, dont le pied était couvert de longs poils seulement sur les faces latérales et internes; il n'y en a pas au dos sur la face qui regarde la coronule (pl. V, fig. 8′, 8″). Nous avions d'abord pensé que cet appendice dépendait de la coronule, mais l'examen d'une fleur normalement hermaphrodite nous a permis de nous convaincre qu'il s'agissait tout simplement d'une étamine atrophiée. Entre deux filaments de la coronule, on remarque (au milieu de la base des lobes de la corolle) une sorte de sinus ou de bourrelet formant un très léger enfoncement; sur tout le pourtour de ce bourrelet se trouvent de longs poils.

(2) *Pistil* présentant dans les fleurs où les étamines sont avortées des caractères également rudimentaires, style violacé grisâtre surmonté d'une partie un peu élargie et bilobée pour chaque carpelle (pl. IV, fig. 8^{iii}).

Observations. — Baillon a cru devoir faire un genre nouveau de la plante actuelle (1); il s'est donc montré très diviseur ici; d'ordinaire une tendance à la synthèse se manifeste dans ses travaux; non seulement il ne subdivise pas les genres, mais il tend au contraire à les réunir quelquefois d'une manière très exagérée; on ne s'explique donc guère pourquoi il a agi dans le cas actuel en sens inverse. Il y a d'ailleurs sur l'étiquette de l'herbier du Muséum écrite de sa main, comme synonyme d'*Acustelma Grandidieri*, le nom de *Cryptolepis Grandidieri*. Les représentants du genre *Cryptolepis* que nous avons pu examiner (*nigritana*, *Barteri*, etc.) nous paraissent avoir un facies général tout autre que la plante précédente dont les affinités nous paraissent être décidément du côté des *Pentopetia*. Il est vrai que Baillon était disposé à faire rentrer les *Pentopetia* dans les *Cryptolepis*. « Nous connaissons bien des genres d'Asclépiadées considérés comme très naturels, dans lesquels certaines espèces ont des écailles de la couronne plus courtes et certaines plus longues. Ce dernier genre est celui des *Pentopetia* de Madagascar, qui ont souvent, mais non constamment, ces écailles grêles allongées, comme celles des *Tacazzea*. Nous ne ferons des *Pentopetia* qu'une section du genre *Cryptolepis*. » Il nous semble qu'il serait fâcheux de supprimer un groupe générique aussi naturel que celui des *Pentopetia* qui est défini par un ensemble de caractères assez nets.

En tenant compte des considérations synthétiques formulées par Baillon, nous sommes arrivés à rattacher au genre *Pentopetia*, les *Acustelma* et *Pentopetiopsis*. Le type *Pentopetiopsis* est caractérisé par la disparition presque complète des filaments coronulaires, le type *Acustelma* par leur réduction très accusée.

Échantillons. — A. Grandidier (côté sud-ouest de Madagascar). Campenon 1887 (Liane des bords du Mananara, près Vonjomaintra).

Herb. Mus. nº 5937.

Pentopetia Cotoneaster sub sp. **Pentopetiopsis.**

Pentopetiopsis ovalifolia Cost. et Gall. *Bull. Mus.*, 1906, p. 415.

Liane sarmenteuse s'enroulant par la partie supérieure de sa tige qui est volubile.

(1) *Bulletin Soc. Linn. de Paris*, p. 802 (par erreur 82), nº 101.

Tige rougeâtre à lenticelles, poilue (état jeune) puis glabre ; rameaux non volubiles, courts, à entre-nœuds quelquefois très courts, les nœuds étant renflés par les talons des feuilles qui persistent.

Feuilles opposées, groupées sur les courts rameaux latéraux, qui sont souvent florifères à l'extremité ; limbe ovale allongé 12-15^{mm} × 6-8^{mm} en coin à la base, sommet arrondi ou échancré avec un petit mucron poilu ; pétiole mince 2-3 millimètres de longueur, poilu ; les teintes de la feuille sont différentes sur les deux faces, la face supérieure est brune (sur les échantillons secs), couverte de très nombreux petits poils raides ; la face inférieure est blanchâtre, rendue cotonneuse par un feütrage d'assez longs poils blancs ; ce eutrage empêche de voir le réseau des nervures tertiaires ; on n'aperçoit que la nervure médiane et les nervures secondaires (5 environ de chaque côté) ; à la face supérieure les nervures secondaires sont peu visibles.

Inflorescences latérales ou terminales en ombelles sessiles de 2 à 5 fleurs portées sur des pédicelles minces, velus, 10-15 millimètres de long.

Fleurs de 2 centimètres de large quand elles sont étalées en étoile ; bouton floral ovoïde un peu allongé, obtus, non prolongé en bec (pl. IV, fig. 9, aspect général de la fleur), 6-7 millimètres. *Calice* velu à 5 dents profondément découpées, aiguës, ayant à leur base interne deux petites glandes de 5 millimètres de haut ; longueur des parties libres des sépales 4^{mm},5, largeur 2 millimètres. *Corolle* très profondément divisée, à lobes aigus, étroits, 9-11^{mm} × 2-3 millimètres, à tube très court, garni de poils à l'intérieur ; pétales tordus dans le bouton et recouvrant à droite. *Coronule* presque nulle ou représentée seulement par une très petite écaille ou soie de 0^{mm},5-0^{mm},6 au plus, triangulaire (quelquefois nulle ou à peu près) ; en outre, on observe à la base de la corolle et sur le milieu des lobes entre 2 sinus une faible crête qui est à peu près de la hauteur de la petite dent coronulaire.

Étamines à anthères glabres 2 millimètres de haut, recouvrant le stigmate et faisant nettement saillie hors du tube de la corolle quand la fleur est épanouie, terminées à leur partie supérieure par un appendice membraneux étroit et court ; filets nettement différenciés, assez longs, 1 millimètre au moins, avec poils à la base, fixés à la corolle dans les échancrures de celle-ci ; translateurs sans *rétinacle* élargi à la partie supérieure, en pelle ovoïde, à pollen en tétrade.

Pistil allongé en forme de quille, tête stigmatique conique, portant nettement l'empreinte des translateurs.

Fruits et graines inconnus.

Observations. — Ce type se différencie de l'*Acustelma* par sa coronule plus courte, presque nulle et une crête de son pétale (au milieu entre 2 sinus).

Échantillons. — Geay. Tuléar, plaines du Fihéréna, déc. 1904 (Plante sèche n° 4795.)

Pentopetia pinnata nob. (pl. III, fig. 7).

Rami pubescentes; folia petiolata, ovata, apice acuminata, longe mucronata, supra brunneo-purpurea villosa, subtus vires-

centia glabra, in nervis primariis puberula; nervi secundarii numerosi (12-14) paralleli, nigri; flores majores; corolla rotata; corona 2-3 m. m. longa; antheræ dorso villosæ, prominentes.

Tige poilue, à poils grisâtres ou roussâtres au moins dans sa partie supérieure; plus bas les poils s'espacent (les parties tout à fait basilaires manquent).

Feuilles bicolores rouge brun ou pourpre noirâtre en dessus, olive vert pâle grisâtre en dessous; sur le fond de cette face inférieure ainsi teintée tranchent la nervure médiane très forte et les nervures secondaires qui sont toutes parallèles et très accusées, presque noires ou pourpre noirâtre; comme leur nombre est élevé de chaque côté de la feuille (12-14), que les nervures tertiaires sont très peu apparentes, ce sont ces nervures pennées qui donnent un cachet tout spécial à ces feuilles (pl. III, fig. 7); elles diminuent un peu d'épaisseur vers l'extrémité où elles se raccordent avec des arceaux qui vont de l'extrémité d'une nervure à l'autre tout du long du bord de la feuille. La forme des feuilles est ovalaire avec un acumen différencié, elles sont assez grandes ($9^c \times 4^c$; pétiole 1 centimètre), le sommet est pointu, étroit, acuminé, le mucron ou acumen différencié mesure 8 millimètres de long $\times$ 3 millimètres à la base; feuilles poilues au bord qui est recourbé en dessous; feuilles jeunes très poilues à la face supérieure, à peu près glabres à la face inférieure sauf les nervures primaires qui ont quelques poils rares.

Inflorescence axillaire, assez vigoureuse, naissant à l'aisselle d'une seule feuille, présentant 2 ou 3 fourches successives; pédoncules et pédicelles poilus gris entremêlés de granules roussâtres qui donnent à l'ensemble cette teinte roussâtre déjà signalée pour les tiges végétatives. Bractées assez longues et très étroites ($1^c \times 11^{mm},5$). Pédoncule 8 millimètres atteignant 2 millimètres d'épaisseur; pédicelles successifs très courts; pédicelles à fleurs de 1 centimètre avec une bractée à la base de $5^{mm} \times 1^{mm}$.

Fleurs rouges assez grandes; 2 centimètres de large quand elles sont épanouies; bouton 10 millimètres; 6 à 8 fleurs par inflorescence. *Calice* à grands sépales larges à la base, aigus au sommet, de sorte que l'ensemble est triangulaire, 6-7 millimètres de haut sur $1^{mm},5$-3 millimètres de large à la base; sépales à préfloraison quinconciale avec des poils courts surtout au bord; la couleur des sépales est pourpre foncé noirâtre, nervure médiane accusée rouge, verdâtre en haut; la surface du calice est couverte de stries rouges; le pédoncule est renflé sous la fleur (2 millimètres de large) et diminue ensuite de moitié; 2 glandes bidentées à l'aisselle d'un sépale, à gauche et à droite; quelquefois les dents sont elles-mêmes échancrées, d'autres sont plus irrégulières et aplaties. *Corolle* de 10 à 15 millimètres de haut en étalant les pétales, à lobes allongés lancéolés, lobes de la corolle $1^c \times 5$ millimètres; pétales rouge pourpre extérieurement, plus pâles à l'intérieur; ces pétales se couvrent réciproquement de gauche à droite. *Coronule* formée de 5 courts filaments de 2-3 millimètres, situés entre deux lobes pétalaires dans le sinus, un peu élargis à la base, s'effilant vers le haut; il y a en outre une crête très légèrement saillante au milieu des pétales et à la base de chacun d'eux à l'endroit de la courbure, à la même hauteur que les filaments de la coronule.

Étamines avec le gynostème saillantes sur la corolle lorsque la fleur est épanouie; étamines (filet compris) de 5-6 millimètres de haut; anthères 3 milli-

mètres, terminées en mucron court 0mm,5, poilues sur le milieu du dos et à la base; l'appendice pointu qui surmonte l'anthère porte 2-3 poils; filet long et très distinct de 3mm,8, poilu à la base vers l'intérieur; translateurs en forme de large cuiller, dont la partie terminale creuse contenant le pollen est ovalaire 0mm,8 à 1 millimètre de large, presque ronde, jaune d'œuf sur la face qui touche le pistil; queue de la cuiller courte, élargie un peu à la base, blanchâtre.

Pistil formé de 2 carpelles rapprochés avec 2 styles allongés coniques, distincts, se fusionnant vers le haut; la tête stigmatique n'a pas été vue avec netteté.

Observations. — Cette espèce est un peu en dehors du stirpe *Cotoneaster*; elle paraît constituer un groupe assez distinct. Elle se rapproche cependant du *Cotoneaster* par la grandeur et la coloration rouge des fleurs, par la disposition saillante des étamines. Le mucron des feuilles est plus accusé et plus long que dans le *P. Cotoneaster* var. *Thouarsi* dont il se distingue encore par l'aspect très brillant de la face supérieure des feuilles.

Échantillons. — Herb. du Muséum (herbier de Madagascar, R. P. Campenon).

Pentopetia Boivini nob.

Cette plante n'est représentée que par un échantillon en assez mauvais état et il est difficile de se faire une opinion définitive sur son compte; nous lui donnons provisoirement un nom pour attirer l'attention sur elle.

Tiges noueuses par suite des talons laissés par les feuilles après leur chute.

Feuilles atténuées en coin à la base (2c,5 × 8mm); pétiole poilu 2-3 millimètres.

Inflorescence grêle, 4 fleurs ou plus.

Calice à sépales dentés au bord, étroits et pointus couvrant tantôt à droite, tantôt à gauche, 3mm long × 1mm, à glandes petites, étroites, vertes; certains sépales en ont deux, d'autres une seule. *Corolle* 7-8 millimètres, de forme un peu étalée en entonnoir élargi, à segments très divisés, un peu poilue au dos; divisions bossues, articulées à la base des lobes. *Coronule* formée de filaments recourbés égalant presque les divisions de la corolle quand ils sont déroulés, 5-6 millimètres.

Étamines atrophiées et réduites à l'état d'écailles attachées à la base du filet de la coronule. Ce caractère rapproche tout à fait cette plante de la forme décrite précédemment en note dans l'*Acustelma*.

Le *pistil* a d'ailleurs un aspect analogue à celui signalé dans cette dernière fleur où la tête stigmatique n'est pas renflée comme cela arrive d'ordinaire dans les *Pentopetia* et d'une manière plus générale dans les Asclépiadacées, vraisemblablement sous l'influence de l'irritabilité résultant de l'action des étamines appliquées sur le pistil.

Observations. — Les feuilles, glabres et petites, paraissent se rapprocher du *P. androsæmifolia*, sous-espèce *ovalifolia*, mais elles sont un peu plus grandes et la constitution de l'étamine n'est pas connue, de sorte qu'il est assez difficile d'indiquer ses affinités.

Échantillon. — Boivin n° 1787.

Nous résumerons les affinités et la subordination des formes de la manière suivante dans le genre *Pentopetia*.

1er stirpe. *Pentopetia androsæmifolia*
forme type : 1 forme ordinaire ;
— 2 var. *cordifolia* ;
— 3Co var. *wani* ;
— 4 var. *scabra*.
sous-espèces : *multiflora* ;
— *pilosa* ;
— *lanceolata* ;
— *ovalifolia*.
P. gracilis, espèce extrême du stirpe *androsæmifolia*.

2e stirpe. *P. graminifolia*.

3e stirpe. *P. Cotoneaster*.
sous-espèce : *Thouarsii* ;
— *glabra* ;
— *Acustelma* ;
— *Pentopetiopsis*.

4e stirpe. *Pentopetia pinnata*.

Espèce mal connue *P. Boivini*

GENRE CAMPTOCARPUS

Trois espèces de *Camptocarpus* sont actuellement connues à Madagascar : *C. crassifolius*, *C. linearis* et *C. Bojerianus*.

En dehors de cette grande île africaine le genre est représenté par une espèce de l'île Maurice, *C. mauritianus*.

Cette dernière espèce existe à Madagascar d'après un échantillon donné par Decaisne en 1856. Les caractères de cette plante sont les suivants :

Camptocarpus mauritianus var. **madagascariensis.**

Feuilles ovalaires avec un long acumen différencié très accusé au sommet s'élargissant quelquefois progressivement à l'extrémité du limbe; limbe 5-6 centimètres (acumen compris) × $1^c,6$-$1^c,8$; pétiole 6 millimètres. Nervures latérales droites, presque parallèles entre elles et nettement visibles, au nombre de 4 à 7 de chaque côté; l'écartement de ces nervures varie de 6^m-4^m (tandis que dans la forme type de l'île Maurice les nervures latérales sont beaucoup plus nombreuses, de 14 à 16, et leur écartement varie de 5^{mm}-2^{mm}).

Tige portant à l'aisselle du pétiole de chaque feuille une touffe de poils roux; quand les feuilles sont tombées ces touffes de poils roux subsistent de part et d'autre de la tige, à côté des cicatrices foliaires qui sont saillantes, de sorte que la tige apparaît comme renflée aux nœuds.

Inflorescences axillaires, quelquefois terminales, tenant à la fois de la cyme et de la grappe, mais une grappe très courte; le pédicelle de la cyme bipare se continue au-dessus des bractées opposées en un petit pédoncule de 1 millimètre portant deux bractées nouvelles et se terminant au-dessus par un petit pédicelle de 5 millimètres. Latéralement la cyme bipare devient unipare et se termine en une fourche portant à sa base de petites bractées, fourche formée du pédicelle de 2e ordre et d'un pédicelle de 3e ordre.

Fleurs de 9 millimètres de large quand elles sont étalées (pl. V, fig. 1, aspect général de la fleur). *Calice* $1^{mm},5$, court, formé de sépales larges en préfloraison quinconciale; à l'intérieur du calice et le doublant pour ainsi dire se trouvent 5 écailles aplaties, presque aussi larges que les sépales, alternant avec eux; de ces cinq glandes, il y en a trois notablement plus larges que les autres, presque du double et deux plus petites; les écailles sont souvent dentées ou échancrées à la partie supérieure (pl. V, fig. 1'). *Corolle* en forme de grelot, 5 millimètres, s'étalant à la fin en étoile, de consistance un peu ferme, fendue légèrement, divisions atteignant la moitié de la hauteur de la corolle; pétales se recouvrant de gauche à droite. *Coronule* en forme de tube qui entoure le gynostème et qui est soudé circulairement à la corolle à peu près à la hauteur des sinus des dents, de sorte qu'en rabattant les pétales on voit la partie libre de cette coronule; cette coronule apparaît alors colorée en rouge brun (après ébullition des fleurs), caractère qu'elle partage d'ailleurs avec les autres parties de la fleur lorsqu'elles ont été traitées par l'eau bouillante. Cette coronule est très haute et ses divisions, qui sont très accusées et très pointues, dépassent le sommet des anthères; la partie libre de la coronule est environ de 2 millimètres de long, plus courte que la partie libre de la corolle qui est $2^{mm},5$. Les dents de la coronule, très fines, ondulées et rabattues, sont rapprochées deux à deux et disposées de telle manière que ces couples alternent avec les pétales (pl. V, fig. 1").

Étamines glabres rapprochées les unes des autres, présentant à leur base un filet presque aussi large que l'anthère qui s'insère presque tout de suite sur la coronule; les connectifs sont surmontés de parties triangulaires terminales courtes ($0^{mm},6$) qui sont rapprochées au-dessus du stigmate ; anthère, 1 millimètre de haut; translateurs jaunâtres dont la forme n'a pas été vue avec une parfaite netteté, mais qui semble élargie en entonnoir à sa partie supérieure; grains de pollen agrégés par 4.

Pistil à stigmate élargi.

Observations. — La différence à signaler entre la forme type et la variété de Madagascar que nous venons de décrire réside surtout dans la feuille dont les nervures latérales sont moins nombreuses et plus écartées. La forme et les dimensions des feuilles sont d'ailleurs à peu près les mêmes.

Échantillon. — Ile Bourbon : Commerson, forme type. Nom vulgaire dans l'Ile Bourbon : « Liane café ». Environs du Gal, mai-juin 1771.

Échantillons de Madagascar.

1° Un échantillon donné par Decaisne en 1856.

2° Un autre échantillon de Bojer.

Camptocarpus Bojerianus Decaisne.

Échantillon que nous n'avons pu examiner car il manque à l'herbier du Muséum. Récolté par Bojer, province d'Emirne (monticules).

Feuilles ovales ou ovales lancéolées, subacuminées, obscurément veinées. Cyme 3 fleurs.

Observations. — Nous n'avons trouvé dans l'herbier du Muséum aucun échantillon portant ce nom.

Decaisne dit qu'il a étudié la plante dans l'herbier de De Candolle. Nous ne sommes pas fixés sur cette espèce, mais nous soupçonnons qu'elle est peut-être identique avec celle que nous appelons *C. mauritianus* v. *madasgascariensis* qui renferme, comme nous l'avons dit, un échantillon de Bojer. Ce qui nous laisse dans l'incertitude, c'est qu'à côté de l'échantillon précédent, il y en a un identique donné par Decaisne qui n'aurait pas reconnu l'espèce créée par lui.

Camptocarpus crassifolius Dcne.

Plante évidemment grimpante par le haut de sa *tige* qui est grêle et ondulée, $0^{mm},6$ à $0^{mm},8$ d'épaisseur, les parties inférieures étant plus fermes et plus épaisses ($1^{mm},2$). La longueur des entre-nœuds varie de 5 à 8^{c}.

Feuilles en forme de coin dont la pointe serait orientée vers la base ; elles s'effilent en pétiole très court de $2^{mm},5$; la longueur du limbe est 2^{c}, 5-3^{c} ; la largeur à peu de distance du sommet est 6-8 millimètres, puis brusquement le limbe diminue au voisinage du sommet qui est en pointe obtuse, l'angle près du sommet étant de 90° ; ce sommet est d'ailleurs surmonté d'un petit

mucron de $0^{mm},2$; l'angle à la base du coin est de 25°. Quelques feuilles sont plus étroites, à coin beaucoup plus effilé à la base (10°), s'amincissant beaucoup plus rapidement vers l'extrémité terminale.

Inflorescences nées à l'aisselle des feuilles supérieures, en une cyme trè rudimentaire de 1 à 3 fleurs; les pédoncules ont 3 millimètres, les fleurs 4 millimètres : c'est donc une inflorescence presque sessile.

La *fleur* a les caractères essentiels du genre, notamment la couleur brun rouge après l'ébullition dans l'eau. Le *calice* est relativement plus développé que dans le *mauritianus*, court et large; par contre, les glandes calycinales sont relativement plus petites par rapport aux sépales. *Corolle* en forme de grelot. *Coronule* soudée à la corolle dans son tiers inférieur, la partie libre est en forme de tube qui entoure le gynostème et se termine en haut par de larges dents à pointes obtuses, beaucoup plus courtes que dans le *mauritianus*, de sorte que l'extrémité n'arrive pas jusqu'au sommet des étamines; en outre, elles ne sont pas groupées par deux (pl. V, fig. 2).

Échantillon. — Madagascar. Commerson.

Camptocarpus linearis Decaisne.

Tige d'une gracilité remarquable, ayant à peine $0^{mm},5$ à 1 millimètre d'épaisseur, à entre-nœuds assez longs ($2^{c},5$); nœuds ayant des bourrelets saillants après la chute des feuilles, ayant 1 millimètre de large dans les tiges grêles, 3 millimètres dans les tiges plus épaisses.

Feuilles lancéolées, linéaires très étroites, 1 millimètre de large sur $2^{c},5$ de long; effilées au sommet, rétrécies à la base en un pétiole de 2 millimètres de long, à peine différencié. Certaines feuilles sont un peu plus longues et plus larges et mesurent 28 millimètres de long sur $2^{mm},5$ de large; les bords sont révolutés en dessous; une nervure médiane est seule visible.

Inflorescence très courte, et très peu fournie, 1-3 fleurs, à l'aisselle d'une des deux feuilles opposées; pédoncules très courts, 1 millimètre; pédicelles 2 millimètres. Un pédoncule ne porte qu'une seule fleur avec un pédicelle à la base duquel est une bractée (pédoncule 2 millimètres; pédicelle 4 millimètres).

Les *fleurs* sont extrêmement petites, 1 millimètre.

Échantillon. — Madagascar, province d'Émirne (Bojer), d'après Decaisne dans le *Prodromus*. L'échantillon du Muséum de l'herbier de De Candolle que nous avons pu examiner ne porte pas d'indication de localité.

Camptocarpus longifolius nob.

Nous donnons ce nom à un échantillon de l'herbier général du Muséum qui ne présente pas de fleurs et qui vient de l'île de la Réunion, du voyage de Boivin (1847-1852), au Butor chez Michelle. Une étiquette qui n'est pas de la main de Decaisne,

mais probablement de l'écriture de Boivin, porte *Camptocarpus mauritianus*. Cet échantillon étant dépourvu de fleurs et de fruits, il nous paraît assez difficile de dire sur quoi se justifie la détermination précédente. Il nous semble, étant donnée la forme et la nervation des feuilles, que la détermination spécifique au moins est inexacte. S'il s'agit d'un *Camptocarpus*, ce que l'étude anatomique n'infirme pas, c'est d'une espèce nouvelle dont voici la description.

Tige ondulée, indiquant nettement les caractères d'une liane, $2^{mm},5$ d'épaisseur brune, à entre-nœuds allongés (10^c — 12^c — 4^c).

Feuilles de consistance très ferme, opposées, allongées, étroites, s'amincissant régulièrement vers la pointe ($10^c,5 \times 2^c,4$), arrondies à la base ; pétiole arqué 1^c à $1^c,5$; nervure médiane très saillante à la face inférieure, en gouttière à la face supérieure; nervures secondaires (différentes de celles du *C. mauritianus*) n'allant pas directement au bord jusqu'à une nervure marginale en arceau, mais se ramifiant quelquefois et à chaque ramification présentant des fourches de dichotomie avec une branche latérale plus faible; ces nervures secondaires sont quelquefois parallèles entre elles, les unes sont à 45° sur la nervure principale, d'autres à 60°; ces nervures diminuent progressivement d'épaisseur en arrivant sur les bords où elles se perdent en un réseau irrégulier; on distingue cependant quelquefois les arceaux qui réunissent une nervure à la précédente; dans le cadre formé par ce polygone de nervures on remarque alors des nervures d'ordre plus élevé et ramifiées plus irrégulièrement. Le sommet de la feuille est nettement pointu, l'angle au sommet est d'environ 35°; l'angle qui correspond au coin de l'ensemble de la feuille est de 28° environ. Il y a de chaque côté 12 nervures latérales; on les voit nettement, même à la face supérieure.

Échantillon. — Boivin.

BARONIELLA

Baroniella camptocarpoides nob. (pl. III, fig. 10).

Massæ pollinis cum granulis sphæricis quaternis cruciatim v. seriatim compositis. Corona gamophylla, brevissima margine leviter undulata, tubo corollæ adnata. Stamina longa ; filamenta distincta, cylindrica, angusta.

Le genre *Baroniella* appartient aux Périplocées; il présente une coronule gamophylle comme les *Camptocarpus*, mais il se distingue nettement de ce dernier genre par la petitesse de cette coronule et par l'existence de filets staminaux non aplatis en lames.

Tige cylindrique (2 millimètres) striée, renflée aux nœuds (4 millimètres) par suite de la chute des pétioles des feuilles 3-12 centimètres.

Feuilles ovalaires acuminées en pointe à la base et au sommet un peu mucronées $3{,}5\text{-}4^c \times 1^c{,}5\text{-}2^c$; pétiole 5-7 millimètres; parenchyme de consistance dure, épais, de sorte que la nervure médiane est seule apparente à la face inférieure où elle est saillante dans le bas, beaucoup moins dans le haut ; à la face supérieure, il existe une gouttière médiane au-dessus de cette nervure; aucune nervure secondaire n'est apparente ni sur la face supérieure, ni sur la face inférieure, mais cette première face est ridée irrégulièrement, surtout au bord; bords de la feuille recourbés en dessous.

Inflorescence en cyme bipare assez régulièrement fourchue, à 2 ou 3 branches, naissant à l'aisselle des feuilles ou à l'extrémité des 2 rameaux, formant un ensemble assez lâche. Pédoncule, 8 millimètres ; pédicelles de divers ordres, 5 à 6 millimètres.

Fleurs pouvant atteindre 1 centimètre de large quand elles sont épanouies, en entonnoir assez étalé ; fleurs ouvertes de $5^{mm}{,}5$ de haut, bouton floral arrondi (pl. V, fig. 3, aspect général de la fleur). *Calice* formé de 5 sépales à préfloraison quinconciale dont la texture est moins ferme que dans les *Camptocarpus*, de dimensions relativement faibles (1 millimètre) par rapport à celle de la corolle (7 millimètres de haut) ; les glandes calycinales sont moins aplaties, beaucoup moins larges que dans le genre précédent ; elles peuvent être un peu pointues. *Corolle* de consistance très molle, d'abord fermée en forme d'œuf ou de grelot, puis ouverte, étalée en large entonnoir, presque en roue ; lobes couvrant à droite (en regardant de l'extérieur) : fentes ouvertes jusqu'aux 3/4 ; lobes triangulaires de 5 millimètres de long ; couleur rouge, mal conservée, tachetée de roussâtre. *Coronule* en forme de coupe étroite, découpée irrégulièrement à la partie supérieure (pl. V, fig. 3‴).

Étamines formant une petite masse au fond de la fleur à anthères non très rapprochées, surmontées d'un appendice pointu ; ces appendices sont dressés parallèlement entre eux et ne semblent pas rapprochés (pl. V, fig. 3′ et 3″, 3^{iv}, 3^{v}, 3^{vi}) ; filets grêles, beaucoup plus étroits que les anthères, s'élargissant à la base ; translateur d'une couleur jaune vif à la partie supérieure élargie et comme pliée, base du filet insérée sur la coronule (fig. 3‴).

Pistil à stigmate étalé plan surmonté d'un sommet conique (fig. 3^{vii}).

Observations. — Nous avons hésité au sujet de cette plante pour savoir si nous en ferions simplement une espèce nouvelle de *Camptocarpus* ou un genre nouveau. Nous nous sommes arrêtés à cette dernière opinion, malgré les affinités véritables avec les *Camptocarpus*, parce que deux caractères floraux très importants tirés de la coronule et des étamines nous ont paru trop différents. La grandeur relative du calice, sa forme, sa préfloraison, sa texture, sa réaction à l'eau bouillante, la forme ovoïde du bouton floral et la texture et la forme de la corolle sont des caractères par lesquels se manifestent, au contraire, les affinités entre le *Baroniella* et les *Camptocarpus*.

Échantillons. — 1° L'un donné par Decaisne en 1856. L'étiquette porte : *Camptocarpus ?* Madagascar sans indication d'origine, ni de localité précise.

2° Baron (sans numéro).

CRYPTOSTEGIA

Cryptostegia madagascariensis Bojer.

Tige poilue, à poils roux courts dans les parties jeunes, devenant glabre; de couleur roussâtre ou pourpre foncé, à lenticelles; bourrelet aux nœuds après la chute des feuilles.

Feuilles vert sombre, ovales elliptiques, acuminées aux deux extrémités $3{,}5^c$-$9^c \times 1{,}5$-5^c ; pétiole 6-14 millimètres, poilu ou glabre; quelques poils disséminés à la face inférieure du limbe; cette pilosité manquant dans certains échantillons; face supérieure à poils assez rares; feuilles assez épaisses, d'aspect chagriné surtout en-dessous; nervures secondaires arquées mais peu différenciées et se fondant dans le réseau très fin et très net des petites nervures.

Inflorescences à fleurs groupées en petit nombre au sommet des tiges en cymes bipares pauciflores (7-8).

Fleur à bouton floral de 5-6 centimètres, tordu en spirale vers la droite. Les fleurs sont violettes ou rose foncé. Fleur ouverte 4-5 centimètres de haut, 4-5 centimètres de large, en forme d'entonnoir ayant à peine 1 centimètre de large à la base. *Calice* 6-12 millimètres de long profondément divisé, à lobes aigus, couverts de poils courts, surtout sur le dos; préfloraison quinconciale; glandes calycinales étroites, les unes pointues, les autres à sommet échancré ou bidenté; il peut y avoir trois de ces glandes à l'aisselle d'un sépale. *Corolle* dont les lobes se recouvrent de gauche à droite (regardant de l'extérieur) à pubescence fine à l'extérieur; longueur d'un lobe de la corolle 30-35, largeur 15-20 millimètres. *Coronule* formée de 5 filaments simples (pl. V, fig. 4) en alène de 7-8 millimètres de haut, courbés en crosse au sommet s'insérant sur la corolle à peu près à la hauteur du sommet des étamines; le sommet est rétréci, la base aplatie, élargie.

Gynostème formé par une très petite masse (étant données les grandes dimensions de la fleur) atteignant 4 millimètres de haut.

Les *étamines* recouvrent le pistil; elles sont portées par un très court filet s'attachant sur la corolle; elles se terminent par un appendice pointu, dressé. Translateur de couleur ocracée roussâtre, en cuiller très allongée à manche très court en relation avec une base jaune-serin se prolongeant de deux côtés en cornes.

Pistil à tête allongée cylindrique marquée longitudinalement par les traces des translateurs, surmonté par 2 stigmates.

Fruit 8 centimètres de long $\times$ 12 millimètres, comme velouté, surface couverte de granules très serrées plutôt que de poils, ocracé, roussâtre, pointu puis ridé, ailé. *Graines* noires, 8 millimètres, planes sur une face qui est ridée, carénée sur l'autre face, aigrette caduque 2 centimètres de long. Le fruit de l'échantillon de Bernier, étudié par Decaisne, est à surface lisse, il ressemble

d'ailleurs tout à fait à celui de l'échantillon de Pervillé, n° 172 (2e envoi), sa teinte est ocracée roussâtre, nuancée un peu de rose.

Revision des échantillons : 1° *Bojer* (détermination de Decaisne). 2° *Bernier*, 2e envoi, n° 172 (détermination de Decaisne). 3° *Pervillé*, N.-O, Madagascar, 1841, n° 172, 2e envoi, échantillon à feuilles presque glabres (l'étiquette porte : arbuste à rameaux flexibles grimpants quelquefois; corolle rose vif). Diégo-Suarez, nord de Madagascar ; 2e échantillon de Pervillé, n° 658, l'étiquette porte que les indigènes font fermenter les feuilles avec du miel et boivent cette espèce d'arak; nom sakalave *Lonbiri*, Ambongo, 14 février 1841. 4° *Boivin* (1847-1852), n° 2464 ; fleurs rouge violacé; nord de Madagascar, Diégo-Suarez; lieux humides, bords des ruisseaux où il s'élève très haut sur les arbres, décembre 1848. 5° *A. Grandidier*, octobre 1869; pays des Antanosy émigrés et forêt de Lavanala ; février 1869, côte ouest de Manombé à Moroundava. 6° *Grevé*, n° 64, corolle finement poilue sur le dos et les bords, glandes du calice petites brun rougeâtre, étroites, 3 ou 2 sur un sépale, filament de la coronule simple 8 millimètres (1). 7° *Hildebrandt*, n° 3053, Beravi 17′ 20′ sud, dunes de sable, juillet 1879 (fruits, graines et tiges avec jeunes feuilles seulement); un autre échantillon, n° 3053, provenant de Nosi Andiana, récolté par le même voyageur en mars 1880, présente des feuilles et des fleurs; l'examen de ces dernières nous a montré l'existence d'une coronule à filaments simples. 8° Baron n° 4552, récolté en juin 1889 (fleurs et feuilles).

D'après M. Jumelle, cette espèce est abondante sur les terrains calcaires du Boina et du Ménabé.

Observations. — Au point de vue économique, le *Cryptostegia madagascariensis* a une certaine importance comme plante à caoutchouc, mais les observations de M. Perrier de la Bathie ont établi que le latex du bas de la tige est seul bon, tandis que le produit des branches supérieures est surtout visqueux.

D'après M. Geay cette plante fournit un bon caoutchouc.

Il est à remarquer qu'elle présente quelques variations. Les feuilles sont quelquefois poilues, d'autres fois à peu près glabres. En outre, les fruits présentent des différences notables. Les fruits

(1) Filaments de la coronule simples.

récoltés par Hildebrandt (n° 3053) sont très courts, glabres, carénés sur le dos, ridés cannelés à surface lisse, non granuleux, veloutés ; 2 ailes de 3 millimètres surmontant une partie plate qui s'ouvre; taille $8^c \times 2^c,5$.

HARPANEMA

Harpanema acuminatum Decaisne.

Tige grêle, 2 millimètres, glabre, roussâtre pâle, avec quelques lenticelles grisâtres espacées, disséminées sur les parties de tiges les plus âgées.

Feuilles ovales accuminées, l'acumen terminal étant très accusé bien que cependant en continuité avec le limbe par un élargissement progressif de sa base; on peut cependant le regarder comme constituant pour certaines feuilles une partie triangulaire de 5 millimètres de base et de 6-7 millimètres de haut; la base du limbe s'amincit un peu en coin sur le pétiole; limbe (acumen compris) $2,5\text{-}4^c \times 1,1$ à $1^c,5$; pétiole 5-7 millimètres; la feuille est entièrement glabre; la face supérieure a une teinte un peu plus foncée que la face inférieure; la consistance de ces organes n'est pas très ferme.

Inflorescence peu nettement définissable, pseudo-ombelle ou grappe contractée formant de petits glomérules courts ($1^c,5 \times 2^c$); pédoncule général très court 1 millimètre, irrégulièrement ramifié, trichotome, plusieurs pédicelles de $0^{mm},5$ à 2 millimètres; pédicelles fructifères de 6 millimètres.

Fleurs petites, jaunes, à bouton ovoïde (Pl. V, fig. 7) de 3 millimètres; fleur épanouie un peu plus grosse en entonnoir. *Calice*, moins de 1 millimètre, formé de 5 sépales à préfloraison qui paraît être quinconciale; divisions larges et peu hautes à sommet obtus; glandes axillaires des sépales à droite et à gauche de chacun d'eux. *Corolle* présentant une forme ovoïde ou même presque sphérique dans le bouton; les divisions de la corolle sont assez profondes et se couvrent mutuellement à droite, ovales, oblongues, obtuses, émoussées. *Coronule* formée de 5 écailles comprimées, filamenteuses, présentant un peu avant l'extrémité un appendice crochu (en forme de gaffe ou perche avec crochet dont se servent les bateliers) (Pl. V, fig. 7); ces filaments alternent avec les lobes de la corolle; les bases sont dilatées et soudées en un anneau; cet anneau est lui-même adhérent à la corolle et coalescent avec elle sur une assez notable longueur, de sorte que l'individualité de cet anneau est assez faible : partie libre de la coronule, 2 millimètres à $2^{mm},5$.

Étamines fixées à l'anneau de la coronule, à filets très courts, anthères petites, obtuses, inermes, conniventes sur le stigmate, apiculées, charnues; pollen granuleux, en tétrades, cohérent en pollinies géminées, appliquées sur des translateurs courts.

Pistil à plateau stigmatique plan, à 5 angles, apiculé; à sommet bifide.

Follicules inconnus.

Observations. — M. Schumann signale une incertitude dans la description de Bentham et Hooker. Nous avons pu vérifier que la plante est à anneau coronulaire; les filaments de la coronule

ne sont donc pas indépendants les uns des autres ; cet anneau est soudé d'une part à la corolle ; d'autre part, les étamines sont soudées à la coronule.

Le genre *Harpanema* est exclusivement malgache ; il contribue avec les *Pentopetia*, *Camptocarpus* à la caractérisation de la grande île africaine.

Échantillons. — Cette plante est représentée à l'herbier du Muséum par un échantillon de Bojer (province d'Emirne) (Delessert, *Icon. Select.*, vol. 5).

GONOCRYPTA

Gonocrypta Grevei Baillon (Pl. III, fig. 11).

Baillon. *Bull. Soc. Linn.*, Paris, II, 1889, p. 804.

Kompitsia elastica, Cost. et Gall. (C. R. de l'Académie des Sciences, 25 juin 1906).

Cryptolepsis Grandidieri. — Première dénomination donnée par Baillon qui a subsisté dans l'herbier du Muséum.

Liane sarmenteuse ou buisson suivant que la plante trouve un support ou non.

Tige roussâtre, couverte d'un très grand nombre de lenticelles qui lui donnent un aspect verruqueux.

Feuilles opposées à limbe parfois arrondi dans les parties basilaires ($4^c \times 2^c,5$) (1), mais le plus souvent lancéolé, étroit, allongé ($7^c \times 1^c$), aigu au sommet (Pl. III, fig. 11) ; quelquefois en cœur mais le plus souvent aminci à la base, avec un court pétiole de 5 millimètres ; au voisinage de la fleur, les feuilles deviennent presque linéaires ($5^c \times 0^c,3$). Nervure principale légèrement saillante en dessous, plate ou creusée en gouttière en dessus ; nervures secondaires assez nombreuses, pas toujours très nettement différenciées des nervures d'ordre plus élevé, s'infléchissant d'ordinaire en arceau au bord de la feuille, quelquefois devenant très arquées et remontant très haut au-dessous de la nervure supérieure qu'elles finissent par rejoindre ; nervation tertiaire finalement en réseau dont les dernières mailles contiennent des arbuscules à terminaisons libres.

Inflorescences axillaires, quelquefois terminales ; à l'aisselle d'une feuille et d'un seul côté, il naît souvent deux pédoncules. Cymes assez régulièrement dichotomes avec ou sans fleur terminale (2), 4 pédicelles successifs avec

(1) Certaines feuilles exceptionnelles sont échancrées au sommet en forme de cœur ($2^c \times 2^c$).

(2) En général les fleurs terminales n'existent pas aux fourches de la base, mais vers le haut.

bractées très étroites, pointues (1 millimètre de long). Pédoncule 12 millimètres; pédicelles successifs, 7 millimètres, 5 millimètres, 3 millimètres, 2 millimètres, 4 millimètres.

Fleurs roses, de 15 millimètres de haut, à bouton conique (12 millimètres × 4 millimètres) renflé, ventru dans la région inférieure (Pl. V, fig. 6). *Calice* vert, fendu presque jusqu'à la base, à sépales étroits, pointus (3mm,5 × 1 millimètre), rabattus au dehors (dans l'alcool), poilus ciliés sur les bords; ces sépales sont en préfloraison quinconciale; à l'intérieur de chaque sépale se trouvent deux glandes sécrétrices plates, brun foncé, à sommet arrondi ou coupé en carré ou souvent à denticulations à peine accusées, 1 millimètre de haut. *Corolle* ayant dans le bouton une forme assez caractérisée cylindro-conique allongée, surmontée à la base d'une partie ventrue ovoïde et côtelée; les lobes de la corolle sont tordus et se recouvrent à droite. La corolle épanouie s'évase à sa partie supérieure, la hauteur de la fleur est alors de 12-13 millimètres, la partie inférieure reste tubuleuse avec le renflement ovalaire, les lobes bien séparés et étalés en entonnoir supérieurement, 8 millimètres × 3 millimètres; ils sont élargis au-dessus du milieu, retrécis à la base et terminés en pointe; ils ont une nervation apparente. *Coronule* composée de 5 dents placées dans les échancrures de la corolle, elles comprennent une partie basilaire étalée grossièrement, triangulaire sur laquelle se dresse la dent médiane, elles se trouvent immédiatement au-dessous des sinus de la corolle ; la hauteur d'une de ces dents est de 2 millimètres (Pl. V, fig. 6').

Étamines conniventes au-dessus du pistil; elles sont insérées dans la partie renflée ovoïde de la corolle; un peu au-dessous des dents de la coronule filet très court 0mm,5 dans une fleur non ouverte ; ce filet s'allonge dans une fleur épanouie; anthère allongée, terminée à la base par deux légères auricules; le sommet se termine en pointe courte; pollen pulvérulent en tétrades; *translateur* sans rétinacle présentant une partie basilaire plate se relevant et appliquée contre l'anthère, la partie supérieure en forme de cuiller pénètre entre les lobes de la tête stigmatique où elle est insérée.

Pistil présentant une partie stigmatique très allongée, cylindrique, surmontée d'une partie terminale conique ; sur la partie cylindrique se distinguent 5 côtes longitudinales élargies vers le haut où il y a 2 mamelons; les intervalles entre ces parties supérieures sont formés par d'étroites vallécules dans lesquelles sont insérées les têtes des translateurs; vers le bas le cylindre stigmatique s'atténue et passe progressivement au style.

Fruit formé de deux carpelles qui divergent presque à 180° à la maturité, effilés au sommet, pourvus à leur surface de fines côtes longitudinales, 70 millimètres × 5 millimètres. *Graines* à aigrette caduque, couvertes de fins tubercules, présentant sur une face un sillon longitudinal de couleur brun chocolat; 4 millimètres × 1 millimètre; aigrette, 2 centimètres de haut.

Échantillons. — 1° De A. Grandidier, Tuléar, novembre, décembre et janvier 1868-1869 ; 2° échantillon du même voyageur, récolté de Manoumbé à Mouroundava, côte ouest de Madagascar; 3° échantillon de Grevé, n° 88. — *Nom indigène*. Le nom vulgaire de cette espèce, qui a un intérêt économique, est *Kompitsé*. Le Muséum a reçu, depuis les envois de M. Geay

(échantillons d'herbier et dans le formol n°s 4788, 4788bis, 4944, 4945, 4946 et fruits dont les graines ont été semées dans les serres du Muséum et mis en distribution en 1907), la même plante de la maison Vilmorin et du Jardin colonial de Nogent sous le nom de « Kompitso » et de « Kopitso ».

Importance économique. — Ces derniers renseignements montrent que depuis la publication de notre note à l'Académie (1) sur le « Kompitsé » on s'est aperçu à Madagascar de l'importance économique de cette espèce qui fournit par le mélange de son latex avec celui du Dangolora (*Marsdenia madagascariensis* Cost. et Gall.) le caoutchouc de « Manomby » qui a une certaine valeur sur le marché.

Tout récemment, M. Jumelle, dans un intéressant article sur le caoutchouc à Madagascar (2), s'exprimait ainsi : « Si nous nous rapportons aux échantillons de caoutchouc de Komptso que nous avons vus, la valeur de ce produit dépendrait beaucoup, comme celle du lombiro et du pirahazo, du mode de coagulation. » Les boules mal préparées par les indigènes peuvent offrir un caoutchouc très inférieur, élastique mais cassant, d'autres spécimens coagulés avec soin par l'ébullition ou la dessiccation au soleil étaient beaucoup plus nerveux. C'est là ce que M. Jumelle a pu constater sur les échantillons de caoutchouc qui avaient été envoyés à l'exposition coloniale de Marseille de 1906.

M. Jumelle ajoutait : « Il serait désirable d'être encore mieux renseigné à cet égard (la qualité du caoutchouc), car le caoutchouc de « Kompitso » pourrait prendre une petite importance pendant quelque temps.

« Nous basons cette supposition sur ce fait que le *Kompitsia elastica* n'est pas limité au nord-est du cercle de Fort-Dauphin. En effet, les échantillons de l'exposition de Marseille ont appris la présence à Tsivory du *Kompitsia*, à côté duquel seraient exploitables là, deux autres lianes indéterminées, l'*Angalora* et le *Kakomba* » (3).

(1) *C. R. de l'Acad. des Sciences*, 25 juin 1906.
(2) Journal « *le Caoutchouc et la Gutta-percha* » (sept. 1906).
(3) Ces lianes ont été déterminées par nous : l'*Angalora* est vraisemblablement identique au Dangolora = *Marsdenia madagascariensis* (COSTANTIN ET GALLAUD, Bull. du Muséum d'hist. nat., 1906, n° 6, p. 415). Le *Kokomba* est le *Mascarenhasia Geayi* (COSTANTIN ET POISSON, *C. R. de l'Acad. des Sciences*, 1907, p. 13. Mai 1907).

Les renseignements qui nous ont été fournis à nouveau par M. Geay, à la suite de son dernier voyage de 1906, confirment l'importance du Kompitsé; malheureusement cette plante est exploitée d'une façon intense, et comme c'est dans la racine que se trouve le bon caoutchouc, la destruction des plantes est inévitable. Il y aurait lieu de préconiser des plantations de cette espèce.

Le genre *Gonocrypta* a été décrit par Baillon en quelques lignes du Bulletin de la Société Linnéenne et il paraît avoir été apprécié comme il le méritait par les divers auteurs; Schumann l'a omis ou oublié dans sa revision des genres d'Asclépiadées de 1895 (1); le même oubli se constate dans l'Index Kewensis et c'est dans le supplément seulement qu'il est fait mention du genre. Il est très regrettable que ce dernier ouvrage, si important et si bien fait, ne soit pas complété d'une table par famille avec l'énumération de tous les genres mentionnés dans l'ouvrage.

Ces remarques servent à expliquer les difficultés rencontrées dans la détermination des plantes; elles sont rendues d'ailleurs souvent très grandes par des descriptions incomplètes ou insuffisantes des auteurs eux-mêmes.

(1) Le même genre manque également dans le *Genera plantarum* de Bentham et Hooker.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE III

Fig. 1. — *Pentopetia androsæmifolia* type.
Fig. 2. — *Pentopetia androsæmifolia* subsp. *pilosa.*
Fig. 3. — *Pentopetia androsæmifolia* subsp. *lanceolata.*
Fig. 4. — *Pentopetia androsæmifolia* subsp. *multiflora.*
Fig. 5. — *Pentopetia androsæmifolia* subsp. *ovalifolia.*
Fig. 6. — *Pentopetia gracilis.*
Fig. 7. — *Pentopetia pinnata.*
Fig. 8. — *Pentopetia graminifolia.*
Fig. 9. — *Pentopetia Cotoneaster* subsp. *Acustelma.*
Fig. 10. — *Baroniella camptocarpoides.*
Fig. 11. — *Gonocrypta Grevei.*

PLANCHE IV

Fig. 1. — *Pentopetia androsæmifolia.* — 1, Aspect de la fleur encore à l'état de bouton; 1', étamines; 1", tête stigmatique présentant des dépressions qui correspondent aux places où sont les translateurs; 1‴, translateur.

Fig. 2. — *Pentopetia androsæmifolia* subsp. *pilosa.* — 2, Aspect général de la fleur, on aperçoit la coronule; 2', étamine; 2", étamine vue intérieurement avec le translateur rapproché de la tête stigmatique; 2‴, translateur.

Fig. 3. — *Pentopetia androsæmifolia* subsp. *lanceolata.*— 3, Étamine.

Fig. 4. — *Pentopetia androsæmifolia* subsp. *ovalifolia.* — 4, Aspect général de la fleur; 4' et 4", étamines.

Fig. 5. — *Pentopetia gracilis.* — 5, Aspect général de la fleur.

Fig. 6. — *Pentopetia graminifolia.* — 6, Aspect général de la fleur; un des pétales a été enlevé et on voit la coronule; 6', trois étamines.

Fig. 7. — *Pentopetia Cotoneaster.* — 7, Aspect général de la fleur, on aperçoit la coronule; 7', étamines et coronules.

Fig. 8. — *Pentopetia Cotoneaster* subsp. *Acustelma.* — 8, Aspect général de la fleur; 8', fleur ouverte montrant entre les pétales les coronules et à leur base les étamines atrophiées, au milieu et à la base des pétales une sorte de gouttière; 8", coronule et étamine atrophiée; 8‴, pistil dans les fleurs précédentes; 8ᴵᵛ, fleur ouverte montrant une étamine bien constituée et la coronule au voisinage de cette dernière; 8ᵛ, étamine isolée; 8ᵛᴵ, tête stigmatique entourée des étamines ou des translateurs; 8ᵛᴵᴵ, une étamine et un translateur.

Fig. 9. — *Pentopetia Cotoneaster* subsp. *Pentopetiopsis.* — Aspect général de la fleur.

PLANCHE V

Fig. 1. — *Camptocarpus mauritianus* v. *madagascariensis*. — 1, Aspect général de la fleur; 1', glandes du calice; 1'', coronule divisée entourant et dépassant les étamines.

Fig. 2. — *Camptocarpus crassifolius*. — La coronule a été enlevée et montre la coronule dentée qui est plus petite que le gynostème.

Fig. 3. — *Baroniella camptocarpoides*. — 3, Aspect général de la fleur; 3' et 3'', étamines et les translateurs entre ; à la base on aperçoit la coronule ; 3''', coronule entourant la base des étamines; 3^{iv}, trois étamines; 3^{v} et 3^{vi}, étamine ; 3^{vii}, tête stigmatique.

Fig. 4. — *Cryptostegia madagascariensis*. — Coronules et étamines.

Fig. 5. — *Cryptostegia grandiflora*. — 5, Coronules et étamines; 5' coronule bifide ; 5'' et 5''', translateurs.

Fig. 6. — *Gonocrypta Grevei*. — 6, Aspect général de la fleur; 6', deux coronules et une étamine sur la paroi du tube de la corolle.

Fig. 7. — *Harpanema acuminatum*. — 7, Bouton floral ; 7', coronule soudée à la base à la corole entourant les étamines.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

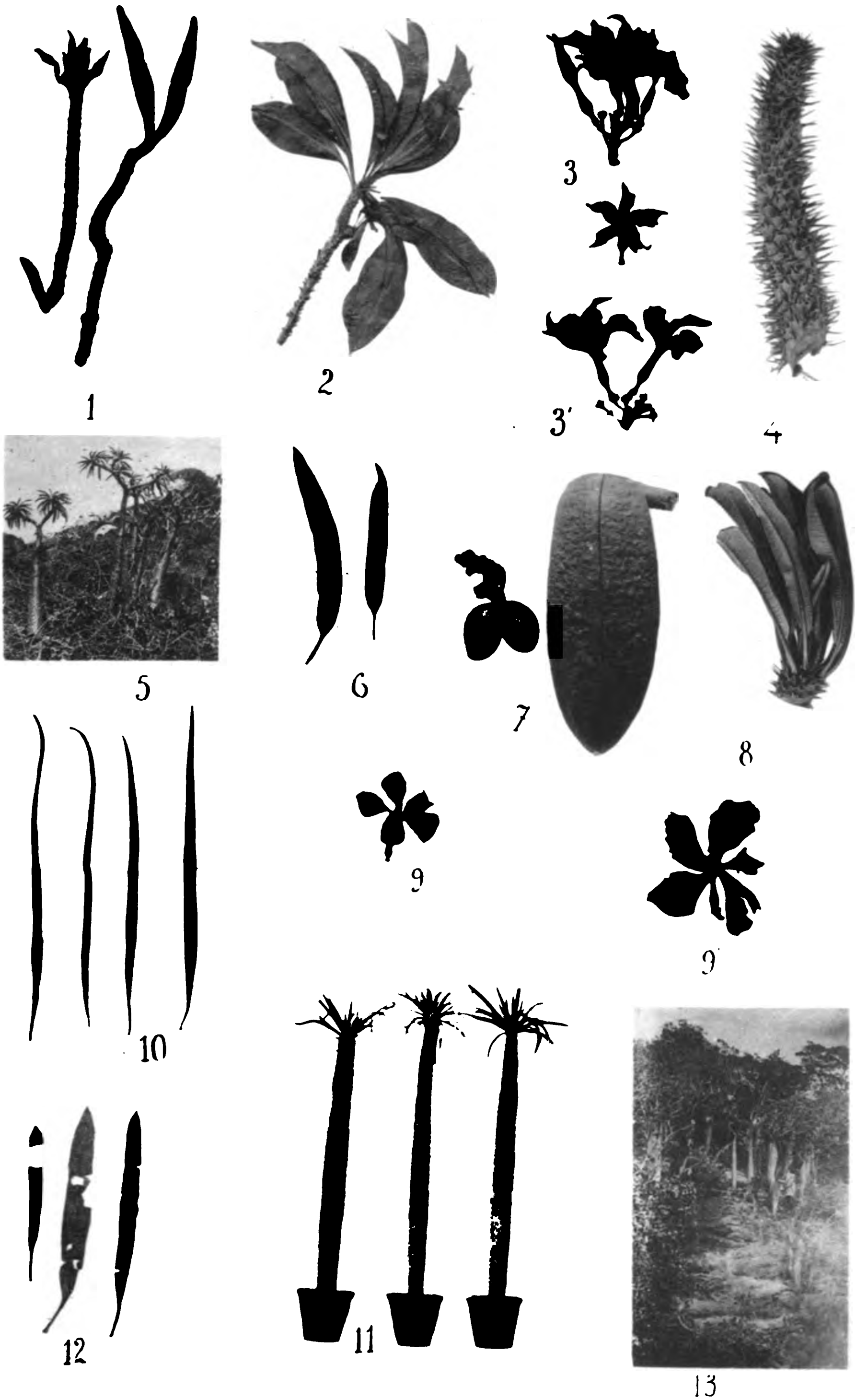
TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

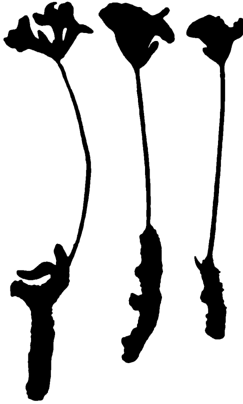
PAR NOMS D'AUTEURS

1643-07. — CORBEIL. IMPRIMERIE ED. CRÉTÉ.



Pachypodium.





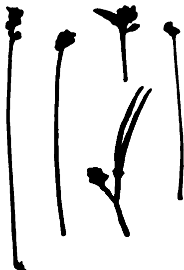


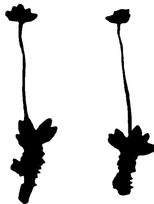


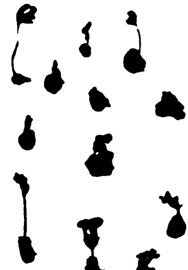




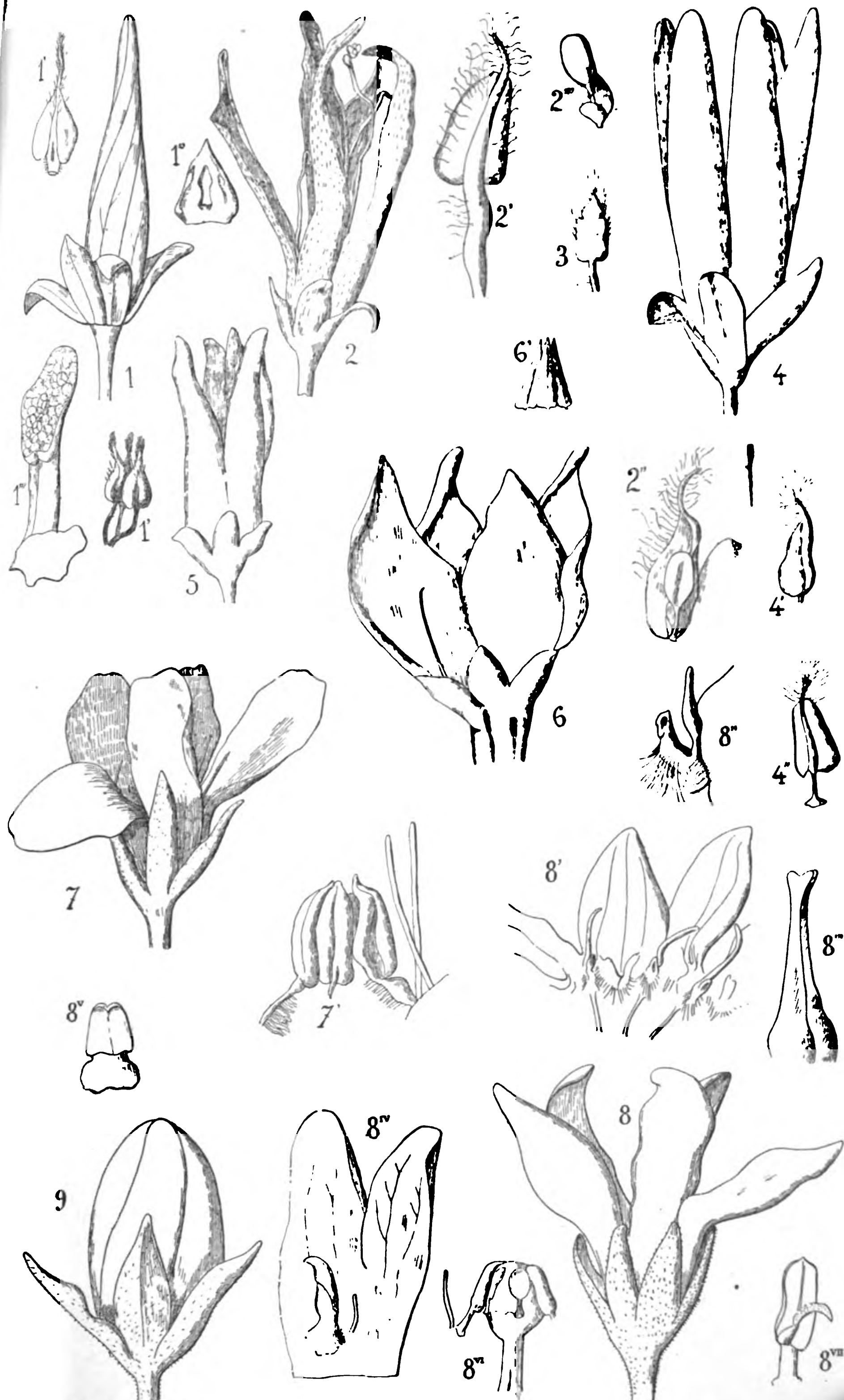




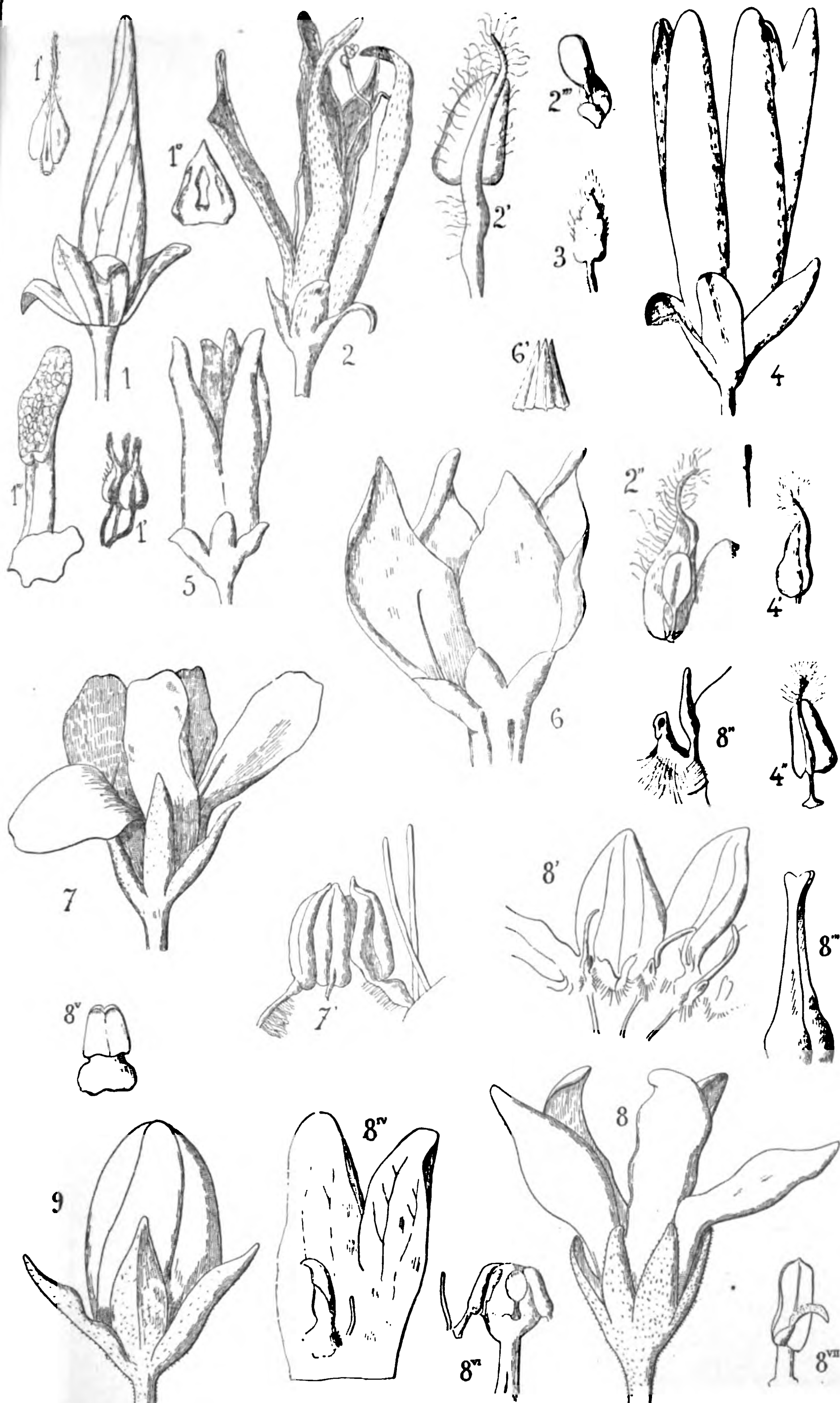




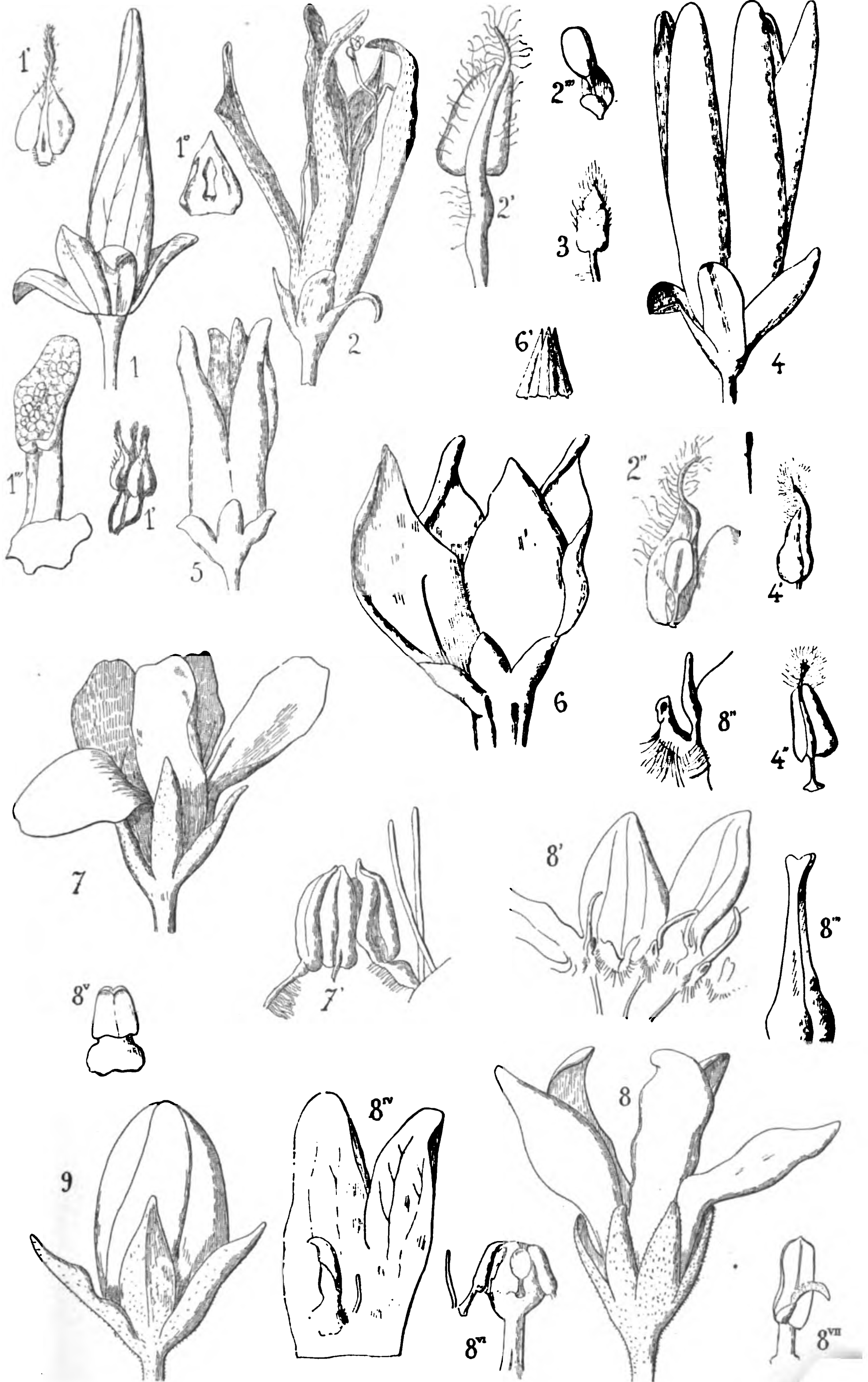
Pachypodium.



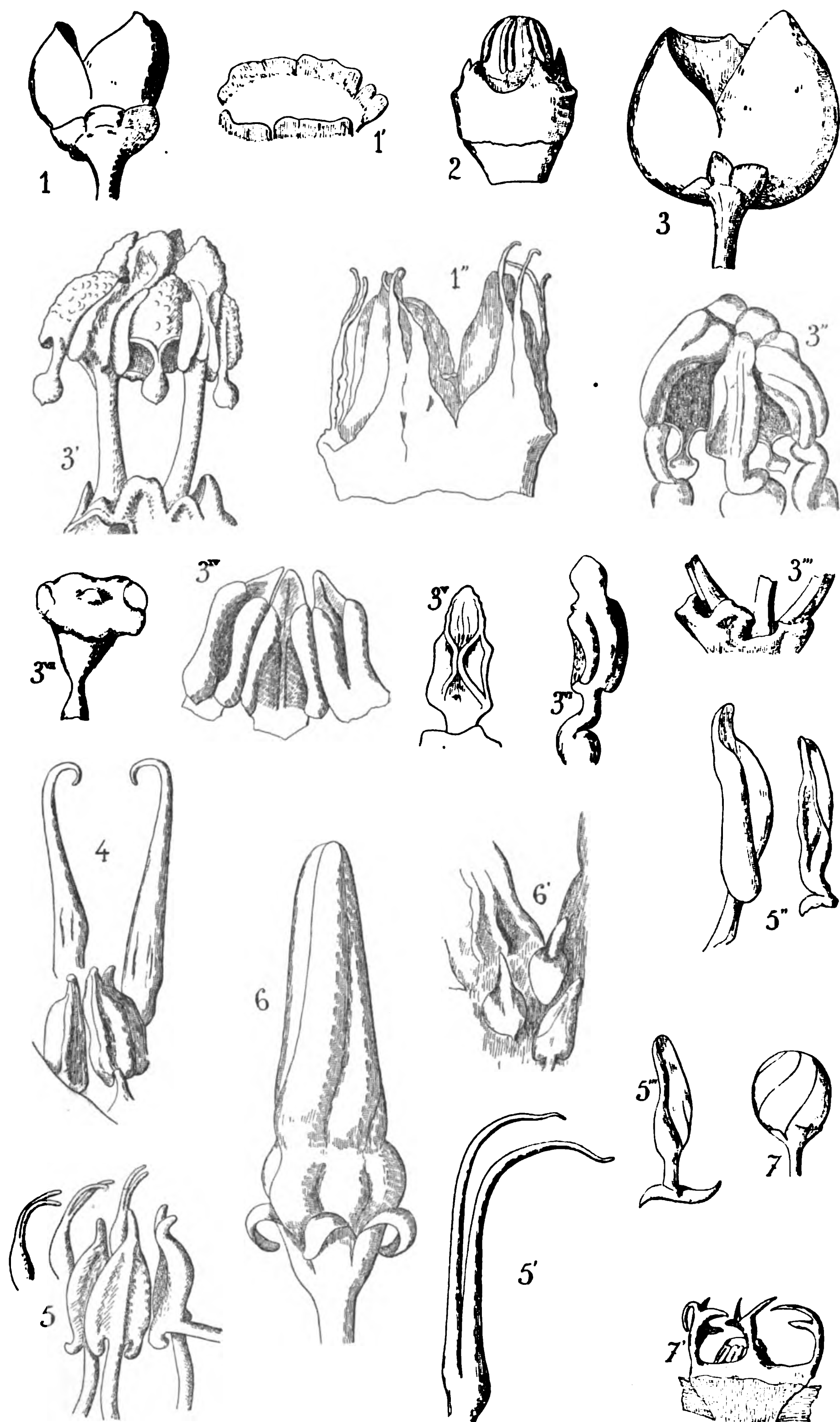
Cost. et Gall. del.



Cost. et Gall. del.



Cost. et Gall. del.



Cost. et Gall. del.



Asclépiadacées de Madagascar.

